

UDC: 634.1/.7:577.21.352:576.6;576.3

HÜCEYRƏLƏRİN GƏRİLMƏSİ, BÖYÜMƏSİ, VAKUOLLARIN ƏMƏLƏ GƏLMƏSİ VƏ STRESƏ DÖZÜMLÜLÜK MEXANİZMİ

Q.M.MƏMMƏDOV
Genetik Ehtiyatlar İnstitutu

Kür boyu normal torpağı olan meşə massivində təbii toxumla artan meyvə, giləmeyvə bitkilərinin və ona bitişik şoran torpaqlarda təbii toxumla artan yulqunun müxtəlif orqanlarından (qabıq, kök, yarpaq, cinsi orqanlar) hazırlanmış kəşik preparatların mikroskopda analizindən sonra, normal torpaqda bitən bitkilərin, şoran torpaqlarda bitməməsinə aydınlıq gətirilir. Sitoloji analizə əsasən meristem hüceyrələrinin gərilməsinin, böyüməsinin və vakuolların əmələ gəlməsinin mexanizmi verilir. Kökün meristem hüceyrələrinin gərilməsinə və böyüməsinə dair məqalədə göstərilən müəlliflərin biokimyəvi tədqiqatları yeni məzmununda interpretasiya olunur.

Açar sözlər: hüceyrə, gərilmə, vakuol, tonoplasta, sitoplazma, apikal meristem, kök, sarkolizin, kation, anion, proton pompalama, redoks zənciri

Xüsusi funksiyalı bitki hüceyrələri, heyvani hüceyrələrin protoplastlasından dəfələrlə çox hidratlaşmış olur və protoplastadakı suyun çox hissəsi hüceyrənin vakuolunda toplanır. Bir çox hallarda vakuolun həcmi protoplastanın qalan hissələrinin həcmindən çox olur. Vegetativ və reproduktiv orqanların hüceyrələrinin sitoplazması ətrafındakı hissələrlə nazik sərhəd qatı vardır.

Hüceyrələrin sitoplazmasında vakuolların olması, onu digər hüceyrələrdən fərqlənməsini tam əks etdirmir. Onlarda xüsusi xarakterli və funksiyalı vakulyar aparatın yaranması daha çox önəm daşıyır. Bəzi bakteriyaların və çox hüceyrəli (mavi, yaşıl, suda yaşayan) bitkilərin hüceyrələrində vakuolların olmasını çox çətinliklə müəyyənləşdirmək olur. Vakuolun daxilindəki məhlulu hüceyrə şirəsi də adlandırmaq olar. Vakuolu protoplastadan çox incə zülal-lipid qatı olan tonoplasta örtüyü ayırır və çox möhkəm bu qatın daxilində onun məhlulu əmələ gəlir və bu zaman tonoplasta dartılıb uzanaraq vakuolun örtüyünə çevrilir. Elektron mikroskopunda tonoplasta ölçüsü 100Å olan incə örtükdən ibarətdir. Vakuolun tonoplastası ümumi götürdükdə üç qatdan ibarət olur. Daxili qat qalınlığına görə qalan iki qatdan fərqlənir və onlar membran sisteminin bütün əlamətlərini özündə daşıyır. Əvvəllər belə bir fərziyyə var idi ki, meristem hüceyrələri vakuoldan məhrumdurlar və onlar yalnız sitoplazma qarışığının differensiasiyasından yaranır. 1898-ci ildə (1) ilk dəfə olaraq meristem hüceyrələrində də vakuolun yarandığını əyani faktlarla göstərdi. 1910-cu ildə (2) soğan və digər bitkilərin meristem hüceyrələrində (kök), osmofil kanalların olduğunu sübuta yetirdi. Sonralar bu kanalların vakuollar ilə əlaqəsinin olmasının sübutu çox da çətin olmadı. Bu zaman belə bir ideya irəli sürülür ki, bitkilərin vakulyar sistemi ilə heyvani hüceyrələrin Holji aparatı arasında eynilik mövcuddur. Bu cür əsası olmayan ideyanın verilməsi, vakuolun daha da dərinlən öyrənilməsinə gətirib çıxardı. (3,4) vakuolun canlı hüceyrədə rəngləməsindən sonra onun morfoloji və vakulyar sisteminin bitki hüceyrələrindəki genezisinə aydınlıq gətirirdi. Elektromikroskopik tədqiqatlar ilk anlarda vakuolun əmələ gəlməsi mexanizminə və mənşəyinə tam aydınlıq gətirmirdi. (5,6) tədqiqatlarından sonra vakuolun əmələ gəlmə mənşəyi ilə endoplazmatik şəbəkə arasında (erqstoplazma) sıx bağlılığın

olduğu üzə çıxdı. Erqstoplazmanın sintetik fəaliyyəti nəticəsində müəyyən edildi ki, endoplazmatik şəbəkədə aşağı molekulyar maddələrin sintez məhsulunda, həll olan karbonatlar, zülallar, pektinlər toplanır. Zülal-lipid membranlarının sistemlərində hidrofilyar birləşmələr toplanan sahəni vakuolun ilk yaranma rüşeymi hesab edilə bilər. Protoplastanın hidratlaşması nəticəsində vakuollar da öz növbəsində həcmi genişləndirir və onların müəyyən hissəsi birləşərək iri bir vakuolu əmələ gətirir. Hüceyrə sitoplazmasının intensiv sirkulyasiyasından vakuollar ümumi axına istiqamətlənib şəbəkə əmələ gətirir. Erqstoplazmada lokal sintez baş vermədikdə vakuollar bu şəbəkədə kanalcıqlar formasında olurlar. Tonoplastanın mənşəyi və funksiyası tədricən aydınlaşmağa başladıqdan sonra, onun endoplazmatik şəbəkə membranından yarandığı məlum olur. Biz yuxarıda dəfələrlə qeyd etmişik ki, vakulyar aparat bütün bitki hüceyrələrinə xas olan orqanoidir. Ali bitkilərdə vakulyar sistemin olub-olmamasını onun canlı hüceyrələrini neytral, qırmızı və krezil mavi boyalarla rəngləməklə müəyyən edilir. Sporlada və yaxud formalamış tozcuq (nar) dənəciklərində həmişə vakuolun müxtəlif həcmli və ölüçüklü formalarına təsadüf edilir. Praktiki cəhətcə nar və digər meyvəliyələrin canlı hüceyrələrinə boyanın təsiri (tozcuqlara və sporlara) ziyan gətirsə belə, xüsusən tozcuqların çiçəyinə mərhələlərində vakuolları izləmək mümkün olur. Meristem hüceyrələrində vakuollar çox kiçik dənəciklər formasında müşahidə edilir. Onların arasındakı apikal insial hüceyrələrdə (kök və boy nöqtəsi) isə iri vakuollara tez-tez təsadüf edilir. Fellogen və kambial hüceyrələrdə vakuollar ölçülərinə görə müxtəlif olub, tez-tez müşahidə edilir. Bir çox hallarda meristem hüceyrələrində rüşeym halında olan vakuollara da rast gəlinir. Onlara şar və yaxud şəbəkəyə bağlı ip formasında təsadüf edilir. Hüceyrələrin canlı rənglənmələri zamanı vakuolların böyüməsini, su axımını, bir-biri ilə birləşib iri vakuolu əmələ gətirməsini müşahidə etmək olur. Bitkilərin yarpaqları antotsian rəngi aldıqda, vakuolların şirəsi də təbii rəngləndirilir.

Tədqiqatlar nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, vakulyar sistemlər yalnız iki halda əks istiqamətə sistemini dəyişdirə bilər. Bu proses daimi toxumaların dedifferensiasiyası və meristem mərkəzinin əmələ gəlməsi zamanı baş verir.

Meristematik ikinci mərkəzin birinci mitozu vakuolu olan hüceyrələrdə əks istiqamətli ola bilər. Xırda bir neçə hüceyrənin əmələ gəlməsindən sonra, vakuolların həcmi kiçilir və meristemə xas olan kanal keyfiyyəti bərpa olunur. İkincisi, protoplastanın həcmnin aşağı düşməsi, sporların (tozcuqların) formalaşması və toxumların yetişməsi mərhələsində, əks istiqamətli sistemdən ehtiyat maddələri olan hüceyrələr də yaranır. Bu hüceyrələrdə vakuolların proqresiv kiçilməsi, şirənin qatılığının yüksəlməsinə səbəb olur. Nəticədə hər bir hüceyrədəxili vakuol, bərkləşərək aleyron dənəciyinə çevrilir. Toxumların cücərməsi zamanı isə yenidən hidratlaşma nəticəsində (protoplastanın) bərkləşmiş aleyron sistemi yenidən vakulyar maye sisteminə çevrilir. Vakuolun forması və protoplastada yerləşməsi tez-tez dəyişə bilər. Vakuolun morfoloji strukturunun proqresiv dəyişməsi (epidermisə xas olan aqerqatlıq) yarpaqlarda da bir çox hallarda baş verir. Antotsianla rənglənmiş, iri vakuolu olan yarpaqlara cücülər düşdükdə, onlar intensiv hissələrə parçalanaraq siklozu yaradırlar. Hələtmə qurtardıqdan sonra xırda rəngli vakuollar birləşərək iri bir vakuolu hüceyrədə əmələ gətirir. Vakuol şirəsi müxtəlif maddələrin qarışığından ibarət bioloji məhlul olub, tərkibinə maddələr mübadiləsində iştirak edən metabolit və anobolitlər daxildir.

Anobolitlər köməkçi maddələr qrupuna daxil olub, müvəqqəti maddələr mübadiləsində iştirak etmirlər. Bu qrupa qeyri-üzvü (duzlar), üzvü birləşmələr (karbohidratlar, turşular, alkaloidlər, qlikozidlər, zülallar) daxildir. Onların bəziləri kolloid və həqiqi məhlullara çevrilirlər. Qeyri-üzvü maddələrdən vakuolda əsasən fosfat natrium-kalsium, fosfat kalium və kalsium toplanır. Lakin nitrati və natrium duzu çox olan torpaqlarda bitən xüsusən ikincinin hüceyrə vakuolunda (NaCl) daha çoxu miqdarda toplanır. Qalofitlərin vakuollarında xlorid və sulfidlərə az təsadüf edilir. Üzvü maddələr vakulyar şirədə əsasən müxtəlif sinfə daxil olanlar toplanır. Karbohidratlar vakuolda 30% təşkil etməsinə baxmayaraq, bəzi bitkilərdə monosaxaridlər, digərlərində isə polisaxaridlər üstünlük təşkil edir. Qalan saxaridlərin az da olsa vakuolda olması bütün bitkilərə xarakterik olan keyfiyyətdir. Polisaxaridlərdən inulin mürəkkəbçəkliklərə xarakterik olan maddədir. Differensasiya olunmuş hüceyrələrdə vakulyar şirə turş reaksiyalarda iştirak edən üzvü turşularla sıx əlaqəli olur. Onlardan bəziləri natrium və kalium duzları olub, alkaloidlərlə (sitrat nikotin malatı (tütün)) birləşmələr yaradırlar. Vakuolarda göstərilənlərdən başqa tez-tez sərbəst amin turşularına da təsadüf edilir. Bir çox bitkilərin vakuollarının pH iki ilə 5 ədədinin arasında olur. İstisna hallarda bu rəqəm 7-8-ə qalxır. Efirəbənzər birləşmə olan fenantrinə vakuolda təsadüf edilir. Bu birləşmə qrupuna sinil turşusunu da əlavə etmək olar. Qlikozidlərə vakuoldakı müxtəlif pigmentlər də daxildir və onların bəziləri flavon aqlikonlar və flavonlar şəklində olur. Bu birləşmələr sarı və yaxud çəhrayı rəngli olurlar və onları ramnozan qrupuna aid etmək olar. Flavon pigmentlərinə çiçəyin, yarpaqların, tozcuq dənəciklərinin, meyvə qabığının hüceyrələrinin vakuol şirəsində təsadüf edilir. Ən çox vakuol şirəsində pigmentlərdən müxtəlif antotsianlar daxildir. Antotsionidlər qrupuna qlikoz qalıqından ramnoza və qalaktoza birləşmələrinin aqlikon qrupu da aid edilir. Ümumi götürdükdə vakuolda üç tip antotsianida təsadüf edilir. Buraya sianin, pəlarqonosdin, delfinidin və bir sıra efirlər daxildir. Ən çox vakuolda (mürəkkəb çiçəklilərdə) təsadüf edilən sianidindir və bu birləşmə bitkinin antotsian qrupuna aid edilir. Vakulyar şirədəki antotsianın rəngi, şirənin qatılığından və

pH-dan asılıdır. Antotsionların bir sıra fizioloji funksiyaları ətraflı tədqiq olunmamışdır. Dubil maddələr isə vakuolyar sistemdə iki qrupa ayrılır. Birinci qrupa oksikarbon turşusunun aromatik efirləri, ikinciyə isə katexinlər, qallokatexinlər və təbiətinə görə bir-birinə bənzəyən antotsianlar və flavinoidlər bu qrupa daxildirlər. Vakuoldakı aşağı molekulyarlı proteinlər şirədə kolloid məhlulu effektivini yaradır. Məsələn, çıpaqtoxumlularda Qofineyster hüceyrələrinin vakuollarında yalnız zülal tipli vakuol şirəsi əmələ gəlir. Vakulyar şirənin kolloid xassəsi pektin maddələrin şirənin tərkibində olmasından asılı olur. Buraya bir sıra sulu meyvələrin hüceyrələri də daxildir. Bitki vakuollarında suda həll olan maddələrdən başqa lipoidlərə, yağlara, kauçukun qlobullarına da rast gəlmək olur. Hüceyrə vakuolunun tərkibi və rəngi dəyişkən olduğu üçün, onun mayesinin rəngsiz, rəngli, tannidli və digər pigmentləri olanlara da təsadüf edilir. Bəzi mənbələrə görə (Pfeffer və Vant-Qoff) onlar suda həll olmuş maddələri özü-özünü balona toplamış qaz kimi aparır və bu zaman bir mol konsentrsiyası və 22.4 atm-i olan maddələr vakuolun divarına təsir edir. Onlar neelektrolit və molekulları dissosiasiya olunmadıqda bu cür sistemdə, bu zaman ölçü vahidinin işləməsi real görünür. Dissosiasiya zamanı ionlar tam molekulların fəaliyyətinə bənzəyirlər və uyğun dissosiasiyada onların osmotik təzyiqi yüksəlməyə başlayır. Yüksək molekulyar birləşmələrdən yaranan osmotik təzyiqdən kolloid vəziyyəti yaranır və protoplastada onların faizi az olur. Vakuolyar şirədəki maddələr arasında osmotik təzyiqi yaradan və aktiv olan qeyri-üzvü duzlar, şəkərlər, üzvü turşular, onların duzları və digər aşağı molekulyarlı birləşmələrdir. Osmotik təzyiq o zaman yaranır ki, maye təmiz həlledicidən ayrılır, bəzən də onların arasında olanlardan çəpərə bənzər sərhəd zonası əmələ gəlir. Bitki hüceyrələrinin sellulyar örtüyünün yarımkeçiricilik xüsusiyyəti olmadığı üçün, su və onda həll olan maddələri sərbəst buraxmır. Hüceyrələrin osmotik təzyiqi sitoplazma qatının yarımkeçiriciliyi ilə əlaqədar olub, plazmalemmmanın yaxud tonoplastanın fəaliyyətinin nəticəsidir. Hüceyrəni suya saldıqda osmotik potensiala bərabər protoplasta qüvvəsi əmələ gəlir. Lakin osmotik təzyiqə hüceyrədə gərginlik yaradan turqor vəziyyəti kimi də baxmaq olar. Bu təzyiq tədricən hüceyrə divarının əks təsir qüvvəsi ilə bərabərləşir və bu gərginlikdən sonra suyun hüceyrəyə daxil olması sona yetir. Beləliklə, turqor təzyiqi həmişə vakulyar şirənin osmotik potensialından aşağı olub, onu krioskopik metodla ölçmək mümkün olur. Hüceyrənin osmotik potensialı ilə turqor təzyiqinin fərqi ondan xarakterik olan keyfiyyəti üzə çıxır. Hüceyrənin osmotik potensialı sabit ölçü vahidi olmayıb xarici mühitin təsirindən vəziyyətini dəyişə bilər. Buna ən yaxşı misal olaraq həlledici şəkərin kraxmala və tərsinə çevrilmələridir və bu proses ağizciq hüceyrələrinin turqor təzyiqi ilə nizamlanır. Hüceyrənin turqor vəziyyətinin əks halında plazmoliz baş verir. Hüceyrə örtüyünün inkişafı dedikdə iki əsas inkişaf nəzərdə tutulur: birincisi səthin genişlənməsi, ikinci isə inkişafın örtüyün qalınlaşması ilə sıx bağlılıqdır. Hüceyrənin örtük səthinin inkişafı intensivləşə bilər. Nəmin erkəkcik ipi uzunluğunu 8 və daha çox dəfə artırır (çiçək açıldıqda). Bizim subyektiv fikrimizə görə, hüceyrənin örtük səthinin başlanğıc artımı, protoplastanın böyüməsi, gərilməsi ilə nəticələnir və turqor vəziyyətindəki protoplasta örtüyünü daxili divara sıxması onun gərilməsinə gətirib çıxarır. Bu zaman yeni fibrinlərin sintezi gərilmiş halda olan sahəni əvvəlki vəziyyətinə qaytarmır, hətta hüceyrə örtüyünün gərilməsi və sintezi nəticəsində böyüməsinə baxmayaraq, fiziki və kimyəvi

xassəsinin əvvəlki keyfiyyətini qoruyub saxlayır. Hüceyrə örtüyünün çərilməsi inkişafda sərbəst mərhələ olmayıb, hətta onun ölçüsü genişlənsə belə, yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, strukturunu qoruyub saxlayır. Deməli, yeni mikrofibrillərin sintezi çərilmə ilə eyni anda baş verir. Hələ keçən əsrin ortalarında (9,10) hüceyrə örtüyünün mozaikalı böyümə mexanizmini vermişdir. Müəlliflərə görə, çərilmədən fibrillərarası boşluğun yaranması mərhələsində eyni anda intensiv olaraq fibrillərin çərilən örtüyü boyu sintezi baş verir. Lakin bu nəzəriyyə radioavtoqraf metodu ilə örtüyün çərilməsini öyrənilməsi zamanı örtüyün səthi boyu (parenxim hüceyrələrində) ^{14}C qlikozanın yayılması təsdiq olunur. Prozenxim hüceyrələrinə gəldikdə isə onların böyüməsi sonndan başlayır. Bizim fikrimizə görə hüceyrələrin çərilməsi, böyüməsi və fibrillərin sintezi arasında xüsusi genetik mexanizm mövcuddur və selluloza örtüyünün böyüməsi və sintezi, örtüyün lokal aktiv zonalarında baş verir. Örtüyün böyüməsi zamanı boy hormonları bu prosesdə iştirak edir. Hal-hazırda sübut olunmuşdur ki, boy maddələri oksidləşmədən aktivləşən bir sıra proseslərin gedişində iştirak edir. Hüceyrə örtüyünün qalınlaşması, yeni sellulyoz mitselinin əvvəlkinin üzərinə qat kimi sintez olunması nəticəsində baş verir. Örtük səthinin böyüməsi qeyri bərabər olub, bəzi yerlərdə qat qalınlaşır və bu proses örtükdə ikinci qatın əmələ gəlməsi zamanı daha qabarıq özünü büruzə verir. Məsələn bu qatların meyvə bitkisinin örtüyündəki sayı, böyümə günlərinin sayına bərabərdir. Qatlar fibrillərin yerləşmə istiqamətindən asılı olur və mitsilyar fibrillərin kimyəvi tərkibinə və hidratlaşma dərəcəsinə görə fərqlənirlər. İkinci qalınlaşma zamanı örtüyün kimyəvi tərkibində fərqlər yaranır. Buraya liqininləşmə, suberinləşmə, kutininləşmə və minerallaşma daxildir. Liqininləşmə hüceyrələrin divarlarında intensiv yaranır, aşağı pillədə duran bitkilərdə isə bu proses müşahidə olunmur. Çoxilliklərin mexaniki toxumalarının liqininləşməsi daha intensiv baş verir. Ümumi götürdükdə ali bitkilərin hüceyrə örtüyünün differensiasiyası və inkişafı daha sürətlə gedir və daha qabarıq özünü büruzə verir. Ali bitkilərin toxuma hüceyrələri bir-biri ilə sıx əlaqəli olan vahid kompleksdir. Toxumaların yumşalması və hüceyrələrarası boşluğun yaranması sonrakı prosesə aiddir. Məhz buna görə bir sıra hallarda hüceyrə örtüyünə hüceyrə divarı kimi də baxmaq olar. Hüceyrə divarı hüceyrəarası maddədən ibarət olub, hüceyrələri bir-birinə yapışdırmaq xassəsinə malikdir (birinci və ikinci örtüyü). Çox hallarda hüceyrəarası maddəni orta lövhə də adlandırmaq olar. Meristematik hüceyrələrin böyümə öncəsi bir divarlılığı onlara xarakterik olan xüsusiyyətdir və bu divar hüceyrələrarası maddədən və hüceyrə örtüyündən ibarət olur. Hüceyrənin birinci divarı nazik olduğu üçün protoplastanın inkişafına mane törətmir və bir çox hallarda bu proses getikdə plastik deformasiyaya uğrayır. İkinci hüceyrə örtüyü nisbətən qalın qat olub, differensiasiya qabiliyyətli hüceyrələr qrupunda, inkişafını dayandırmış hüceyrələrdir. Hüceyrənin ikinci örtüyü üç qatdan ibarət olub, daxili qat bir sıra xüsusiyyətlərinə görə digərlərindən fərqlənir. Birinci hüceyrə divarı çox nazik plazmadesma kanalı olan diametri çox kiçik dəlikli örtükdür. Bu tipli dəliyi olan sahələr hüceyrələr arası əlaqəni möhkəmləndirir. Hüceyrənin ikinci örtüyü yarandığında birinci dəlikli (borulu) sahələrin bir hissəsi ikinci ilə örtülür və qalan dəliklər eyni funksiyanı yerinə yetirirlər. Hüceyrə divarında dəliklər bir-birinə əks istiqamətdə formalaşır və bu cür mexanizm bəzi toxumalar üçün spesifik xarakter daşıyır. Bu dəliklər hüceyrənin səthinə doğru istiqamətlənmiş olur.

Material və metodikalar. Tədqiqat üçün Ağdaş rayonunun inzibati ərazisinə daxil olan Kürün sahilboyu bitən yabani nar, alça, yemşan, üzüm və yulğun bitkisinin toxum və qələmlərindən istifadə edilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, şoran və şoran olmayan torpaqlarda bitən yabani bitkilər arasında inkişafına görə təbii sərhəd zonası mövcuddur. Şoran zonalarda yulğun, dəvətikanı normal təbii inkişaf etdiyi halda, burada meşədə bitən yabani bitkilərə təsadüf edilmir. Halbuki onların inkişafı, bir-birindən uzaqda olmayan iki sahədə baş verir. Sual meydana çıxır: nə üçün şoran və qırt suyu olan torpaqlarda yulğun və dəvətikanı kürboyu şoran ərazidə geniş yayıldığı halda, digər bitkilər burada boy atıb inkişaf edə bilmir və bu işlər barədə geniş məlumat verilmişdir. Təcrübələri bu sahələrdə apararkən oduncaqlı giləmeyvə, yabani üzüm, yemşan, nar, əzgil və digər bitkilərin şoran mühitdə bitməməsinin səbəbi araşdırılmış və bu məqsədlə təcrübələr yulğun bitkisinin üzərində aparılmışdır. Bu bitkilərin kök sisteminin, yarpaqlarının, qabığının sitoloji analizini apararkən (sadə fizioloji təcrübələr də daxil olmaqla) onların meristem, yumurtalıq, qabıq və yarpaq hüceyrələrinin canlı strukturu qalmaq şərti ilə, duzların hüceyrə daxilində toplanması və normal fəaliyyət göstərməsi mexanizmi xüsusi maraq doğurur. Bu məqsədlə göstərilən orqanların toxuma hüceyrələrində duzun toplanması, vakuolların əmələ gəlməsi, hüceyrələrin çərilməsi kimi problem məsələlərin öyrənilməsi zərurətdən irəli gəlir. Bunun üçün qarşımıza problemnin həlli üçün, üç çox vacib məsələ qoyulmuşdur:

Birincisi, duzun hüceyrələrin daxilindəki vakuollarda toplanması, ikincisi vakuolların əmələ gəlməsi, üçüncüsü isə hüceyrələrin çərilməsi və böyüməsi mexanizminin öyrənilməsidir.

Bu məqsədlə yuxarıda göstərilən yabani bitkilərin meristemindən, kök sistemindən, qabığından, meristem və kök orqanlarından kəsiklər hazırlanmış və həm total rəngləməklə, həm də ağardıcılardan az da olsa istifadə etməklə, mikroskopda toxuma və digər hüceyrələrin sitoloji analizi aparılmışdır. Materialın yumşaldılmasında yalnız təzə sitazadan istifadə edilmişdir. Bu məqsədlə öyrəndiyimiz obyektin bərkliyindən (liqinin sintezi) asılı olaraq materiallar sitazada ayrılıqda 2 saatdan 12 saata qədər 30°C temperaturda termostata saxlanılmışdır. Kəsiklərin hazırlanmasında çox iti və müxtəlif formalı kəsicilərdən istifadə edilmişdir. Materiallardan eninə, uzununa, radial və tançental kəsiklər hazırlanmışdır. Bir çox hallarda hüceyrədaxili obyektlərin mümkün qədər görünməsi üçün ağardıcılardan və sudan III sulu məhlulundan istifadə edilmişdir. Göstərilən materiallardan preparatların hazırlanmasında qliserin və sudan başqa digər kimyəvi reaktivlərdən istifadə edilməmişdir.

Hamar müstəvili yumşaldılmış orqanlardan alınmış incə kəsiklər qliserinə salınmış və mikroskopda baxılmışdır. Mikroskopda bitki orqanlarından hazırlanmış preparatlarda daxili toxumaları, kristalları, kraxmalı, duzları və sairə kimi birləşmələri müşahidə etmək mümkün olur. Yuxarıda göstərilən bitkilərin cinsi orqanlarındakı tozcuqları, yumurtalıqdakı yumurtacıq orqanları karmin və hemotoksilin (2,3) metodu ilə rənglənmişdir. Material rənglənməmişdən öncə Karnua fiksatorunda (6:3:1) saxlanılmış və bir sıra azalan dərəcəli spirtlərdən keçirilmişdir. Köklərin (toxumların) cücərtməklə, meristem boy hüceyrələrinin öyrənilməsi zamanı sitazadan yalnız hemotoksilin boyası ilə rənglənmədə istifadə edilmişdir. Məqsədimiz vakuolların inkişafına, duzun hüceyrədə toplanmasına, hüceyrələrin çərilməsinə və

böyüməsi mexanizminə, aydınlıq gətirməkdir. Göstərilən ədəbiyyatlardakı müəlliflərin biokimyəvi tədqiqat işləri yeni məzmununda interpretasiya olunur.

Tədqiqat işlərinin müzakirəsi və nəticələri. Yulqun bitkisinin qabığından kəsiklər hazırlanmış preparatlara mikroskopda baxış zamanı, vakuolların protoplazmada tutduğu sahənin dəyişkən olduğu müşahidə olunur. Buraya qabığın bütün qatlarındakı hüceyrələr daxildir. Elə qatlar da vardır ki, vakuollar toxuma daxilindəki hüceyrələrdə müşahidə edilmir. Xüsusi filtrlər vasitəsi ilə vakuol daxilinə diqqət yetirdikdə, onlarda şirənin az, bəzilərində isə ümumiyyətlə şirənin vakuolda olmadığı müşahidə edilir. Yulqunun qabığından hazırlanmış preparatda bu tipli toxuma hüceyrələrinin bölünmələrinə təsadüf edilmir. Hüceyrələrin formaları toxumalarda təkrarlanmır və onların çoxu beş və altı bucaqlıdır. Bu hüceyrələrin total rənglənməsi zamanı meristem hüceyrələrindən fərqli olaraq, onların çox tünd rəngləndiyi və kiçildiyi müşahidə olunur. Tədqiqatçıların çoxu kiçilmiş nüvələrin çox tünd rənglənməsinin səbəbini DNT-nin çox güclü sperallaşması ilə əlaqələndirirlər. Bizim subyektiv fikrimizə görə, bu tipli bölünməyən qocalmış toxuma hüceyrələrində nüvənin tünd rənglənməsi güclü sperallaşmadan əlavə, DNT-nin histon zülallarının bir hissəsinin itirilməsi ilə əlaqədar olduğuna şübhə qalmır. Çoxlu miqdarda qabıqdan hazırlanmış kəsiklərin toxuma hüceyrələrinin hamısında NaCl duzu vakuolda kristal halında toplanır və nəticədə o qədər də şirənin vakuoldan protoplazmaya axınına səbəb olur və hüceyrənin elastikliyinə əsasən onun fəaliyyətinə toxumada mühit yaranır. Meşə bitkilərinin (şoransız mühitdə bitən) qabığından hazırlanmış preparatlarda toxuma hüceyrələrinin vakuollarının belə bir keyfiyyətinin olmadığı müşahidə edilir. Buraya meşədə bitən öyrəndiyimiz yabani meyvə və giləmeyvə bitkilərinin hamısı aiddir. Beləliklə, şoransız sahədə bitən bitkilərlə, şoran sahədə bitən bitkilər arasında əsas fərq, şoran sahələrdə bitən bitki orqanlarının toxuma hüceyrələrindəki vakuolların duzları protoplazmadan yarımqeçirici tonoplasta membranı vasitəsi ilə vakuol daxilinə axınının təmin etməsi, saxlaması və belə bir keyfiyyətin şoransız torpaqlarda bitən yabani meşə bitkilərdə olmamışdır. Yulqun, dəvəotkanı, kələm və digər bitkilərin yerin əvvəlki hidrosferasında inkişaf etməsi nəticəsində onların bu xüsusiyyəti yaranmış, quru torpaqda isə uzun müddətli inkişafında və təkamül prosesində bu mexanizmi daha da təkmilləşmişdir. Duza toleynant olan bu bitkilər quruya çıxdıqdan sonra da bu keyfiyyətini özündə saxlamışlar. Duza dözümsüz, şoran olmayan torpaqlarda bitən bitki hüceyrələrinin vakuollarının belə bir xüsusiyyəti olmadığı üçün, onların duz və qrunt suyu olan şoran mühitdə inkişafı qeyri-mümkün olur ona görə ki, bu bitkilərin hüceyrələrinin bölünməsi və maddələr mübadiləsi zamanı duzları protoplazmada neytrallaşdırıcı və vakuolun tonoplastasında bu cür struktur formalaşmamasıdır. Ona görə də şoransız mühitdə təbii bitən bitkiləri şoranlı qrunt suyu olan sahədə əkdikdə onların hüceyrələrinin protoplazması yeni mühitin təsirindən yaranan pH-na davam gətirmədiyi üçün, hüceyrələr eliminasiyaya uğrayır. Şoran mühitdə normal inkişaf edən bitki hüceyrələrinin əsas xüsusiyyəti protoplazmaya daxil olan, mübadilə də onların bölünməsi üçün, zərərli maddələrə qarşı xüsusi membran strukturları yaratmaqla və yeni neytrallaşdırıcı maddələr sintez etməklə həyat fəaliyyətlərini davam etdirməkdir. Meşədə şoransız torpaqda bitən yulqun bitkisinin qabığından hazırlanmış, preparatlarda toxuma hüceyrələrinin vakuollarının şirə ilə dol olduğunu və

protoplazmanın böyük sahəsini tutduğunu və duza kristal halında təsadüf edilmədiyi müşahidə edilir. Duz olmayan mühitdə bitən yulqunun hüceyrələrindəki vakuolun tonoplastası protoplazmanın pH ədədi, hüceyrənin fəaliyyəti üçün normal mühit olduğundan, şirə daxilində duz kristallarına təsadüf edilmir. Yulqun yarpaqlarının toxuma hüceyrələrindən hazırlanmış preparatlarda da duzun kristal şəklində, mexaniki və digər toxuma hüceyrələrinin vakuollarında toplanması müşahidə olunur. Şoran sahələrdə bitən yulqun bitkisinə daxil olan qrunt suları ilə birlikdə duzların bir hissəsi torpağa qaydır, çox cüzi hissəsi isə maddələr mübadiləsində iştirak edir və hüceyrələrin bölünməsinə və fəaliyyətini davam etdirməsi üçün protoplazmada qalan duzlar kristal şəklində hüceyrələrin vakuolunda toplanır və onların fəaliyyəti və bölünməsi üçün normal pH mühiti yaranır. Yulqun bitkisi şoran torpaqlarda normal toxumla artaraq kürboyu meşə zolağını əmələ gətirir. Duza dözümsüz meşə bitkiləri isə göstərilən mühitdə toxumları təbii cücərmədiyi üçün, qarışıq meşə zolağı yarada bilmir. Yulqunun əmici kök sisteminin hüceyrələrindəki vakuolların duz kristallarını şirədə saxlamaq xüsusiyyəti olmur. Bu zonada aparılmış təcrübələrə əsasən belə nəticəyə gəlmək olar ki, şoran torpaqlarda inkişaf edən bitkilərin əsas xüsusiyyəti, onların orqanlarındakı, bölünən və bölünməyən hüceyrələrin vakuollarının yarım keçirici tonoplasta membranından protoplazmanın fəaliyyəti üçün mane olan duzları kristal və maye şəklində vakuol daxilinə toplamaq xüsusiyyətinin olması və protoplazmanın normal fəaliyyətini saxlamasıdır. Belə bir struktur keyfiyyəti isə şoran olmayan sahələrdəki bitkilərin hüceyrə vakuollarının tonoplastasının membranlarında olmur. Deməli, stress faktorları olan mühitə xas olan bitkilərin təbii toxumla artımı, təkamül prosesi zamanı hüceyrə daxilində normal sitoplazmanın fəaliyyəti üçün genlərin nəzarəti ilə bu faktorlara qarşı neytrallaşdırıcı strukturların və maddələrin sintezinə əsaslanır. Bu mexanizmi təkamül prosesində genlərin təsiri ilə yaranmış stressi neytrallaşdırıcı sistem olub, hüceyrələrin bölünmələrinə, inkişafına, differensiasiyasına qarşı heç bir sədd qoymur. Bəs hüceyrələrin daxilində vakuollar hansı strukturlardan yaranırlar və onların yaranması hansı tələbatdan irəli gəlir? Biz yuxarıda qeyd etmişik ki, bir sıra bitkilərdə olduğu kimi, bizim təcrübədə istifadə etdiyimiz bitkilərin hüceyrələrində də müxtəlif ölçülü vakuollar əmələ gəlir. Onların vakuollarının daxili tərkibi protoplazmaya lazım olan, olmayan üzvü və qeyri-üzvü maddələrin qarşılığından ibarət olur. Sitoplazmadan vakulyar şirəni xüsusi keçiriciliyə malik membran-tonoplasta ayırır. Tədqiq etdiyimiz bitkilərin müxtəlif toxuma hüceyrələrində adətən bir iri vakuol olur. Yəqin ki, bu vakuol hüceyrə protoplazmasının membran kanalından əmələ gələn xırda vakuolların birləşməsindən yaranır. Bizim təcrübələrdə bəzi vakuollar hüceyrənin protoplazma sahəsinin yarısından çoxunu tutur. Adətən bu tipli vakuollara, kökün gərilmə zonasında olan hüceyrələrdə təsadüf edilir. Biz yuxarıda göstərmişik ki, şoran mühitdə bitən yulqun bitkisinin qabığının toxuma hüceyrələrində, habelə yarpağın bir sıra toxumalarının hüceyrədaxili vakuollarında duz komponentləri kristal şəklində toplanır və bunun nəticəsində protoplazmanın daxilindəki orqanoidlərin fəaliyyəti üçün normal mühit yaranır. Tozluqdakı, habelə yumurtalıqdakı hüceyrələrin vakuol tonoplastası nüvə olmayan sahəni plazmalemmasını hüceyrənin divarına qədər sıxır. Adətən bəzi cavan meristematik hüceyrələrin daxilində xırda ölçülü vakuollara tez-tez təsadüf edilir. Meşədə yabani bitən bitkilərin yarpaq qabıq kök və

meristem hüceyrələrinin vakuol daxili sulu məhlulunun tərkibi maddələr mübadiləsinin həyat fəaliyyətinin tullantılarından və hüceyrənin tələbatına lazım olan aktiv üzvü və qeyri-üzvü maddələrin qarışığından ibarət olur. Vakuolyar şirənin kimyəvi tərkibi protoplastanın kimyəvi tərkibindən kəskin fərqlənir. Bu cür şirə müxtəlifliyi tonoplastanın aktivliyindən və protoplastmadakı maddələrin suda vakula axını zamanı seçilmə qabiliyyətinə əsaslanır. Vakuolun tonoplastası bir maddə üçün keçilməz sədd olduğu halda, digərləri üçün vakuol daxilində konservasiya qradientinə əks axını üçün şərait yaradır.

Məhz buna görə tonoplastanın əsas funksiyası, plazma kimi sintetik poliqon olmayıb, sədd rolunu, yaxud nəql etmə rolunu oynayan xüsusi membran sistemdir. Bizim yuxarıda qeyd etdiyimiz yabanı bitkilərin hüceyrədaxili vakuolunun yulqun bitkisinin vakuolu kimi xüsusi strukturunun olmadığı müşahidə edilir və şirə daxili optik cəhətcə boş görünür. Lakin şirəyə bəzi fiksatorlarla və rəngləyicilərlə təsir etməklə onun tərkibində hansı birləşmələrin olmasını təyin etmək olur. Şirənin tərkibində şoran olmayan mühitdə bitən yabanı meyvə və giləmeyvə bitkilərin vakuollarında inulin, efir yağları, yapışdırıcılar, ifrazlar, dubil maddələr, aleyron və digər zülal tərkibli birləşmələrin olub-olmamasını təyin etmək mümkündür. Buraya həm də kraxmal, şəkərlər, pektin, maddələri daxildir. Məsələn safranın, kükürdanılın, xor-sink, sudan III ilə qatın toxuma örtüyünü rənglədikdə müsbət nəticə alınır. Puten qırmızı ilə hüceyrə rəngləndikdə örtüyü rənglənir. Vakuol şirəsində şəkərlərin olmasının Trommer reaksiyası və Felinqov mayesi ilə təyin etmək olur. Bununla yanaşı efir yağlarını müəyyən edilməsində alkanın sudan III, kəzental-metodu ilə köpüklənmə, metil sinki ilə ifraz, aleyron və digər zülal tərkibli maddələri kali yod milon burret və ksantoprotein reaksiyaları ilə təyin etmək mümkün olur. Alkaloidlərin təyin edilməsində kaliyod, kali brom, Draqndrof reaktiv, Mayer reaktiv, fosfor-molibden turşu birləşmələri yaxşı nəticə verir. Qlikozidlərin təyini zamanı isə pikrat natri, leqalya liberman, Keller-Kiliani reaksiyaları ilə müsbət nəticələr alınır. Biz yuxarıda qeyd etmişik ki, vakuol şirəsi adətən zəif turşuluq, neytral, nadir hallarda qələfi xüsusiyyətinə malik olurlar. Bununla yanaşı şirədə toplanan maddələrin tərkibindən asılı olaraq, onları göstərilən metodlarla təyin etmək mümkündür.

Hüceyrə vakuolundakı şirənin tərkibi bitkilərin inkişaf etdiyi sahənin ekoloji sistemindən, torpağından, suyun tərkibindən və ən əsası isə stres faktorların təsirindən asılı olur. Stres faktorların güclü təsiri olan mühitdə inkişaf edən bitkilərin hüceyrələri mühitdə qalmaq və normal inkişaf etmək üçün hüceyrələrin protoplazmasında və vakuolun tonoplastasında neytrallaşdırıcı kimi müxtəlif qabaqleyici antistres strukturları yara da bilirlər. Bu strukturlar vasitəsi ilə stres təsir faktorlarını neytrallaşdırılması nəticəsində plazmalemadakı strukturlar normal fəaliyyət göstərir. Tədqiqatçıların çoxu stres faktoruna dözümlülüyün genlərlə idarə olunduğunu və onun xromosomlarda axtarılıb tapılmasına cəhd etmişlər. Orqanizmlərin stres amillərə qarşı dözümlülüyü genin konkret maddələrə (duzlar, karbohidratlar şüalar, elektrik yükləri, hərərət, soyuq və s.) hər hansı əlaqəsinin olması və ona adekvat cavabı azındırıcı görünür. Bütün yer üzündəki canlıların xromosomlarında yarandığı və inkişaf etdiyi mühitə uyğun genlərin reallaşması üçün sitoplazmada pH normal olan sistem mövcud olur və bu tipli sistemlər təkamül prosesində formalaşır. Yarandığı mühitdən kənarda onun inkişaf sistemində uyğun gəlməyən sahələrdə hər hansı bitkinin hüceyrələri iki dilemma qarşısında qalır. Birinci halda yeni stres mühitə düşən təbii

toxum, yeni mühitdə inkişaf edə bilmir. İkinci isə yeni mühitə düşən toxum təkamül prosesində onun hüceyrələrinin elastikliyinə və yaratdığı hüceyrədaxili strukturlara əsasən plazmalemadakı stres təsir faktorlarını neytrallaşdırma bilməsi və stres olan mühitdə təbii yerə düşən toxumlardan normal cücərtilərin inkişafıdır. Normal mühitdə inkişaf edən bitkilərin hüceyrələrindəki genlər stressə qarşı neytrallaşdırıcı struktur sistemlərini təkamüldə yara da bilmədikləri üçün, onların toxumları yalnız normal ekoloji mühitə uyğun sahələrdə təbii inkişaf mərhələlərini keçə bilirlər. Ona görə də genlərin hər hansı stres təsir faktoru ilə bir başa əlaqəli olması və genlərdən asılılığı az inandırıcı görünür. Stres mühitə dözümlü olan bitkilərin xromosomlarındakı bir, yaxud bir neçə genin fəaliyyəti nəticəsində stressə qarşı hüceyrə daxili neytrallaşdırıcı strukturların membrandan formalaşması və xüsusi anti stres maddələrin sintezi nəticəsində plazmalemada orqanoidlərin fəaliyyəti üçün mühit yaranır. Belə strukturlar bitkilərin vakuollarının tonoplastasında endoplazmatik retikulumun da, erqoplazmada, aparat Holjida yara da bilər. Bununla yanaşı hüceyrədaxili protoplazmada yeni strukturlarla neytrallaşmayan, lakin genlərin nəzarəti altında sintez olunan xüsusi aktiv stres yaradıcı maddələri fermentlərin iştirakı ilə parçalayıb protoplazmada zərərsizləşdirə bilirlər. Bu tipli keyfiyyəti tormozlanma prosesində hüceyrələr fəaliyyətləri zamanı davam etdirir və bu xassə bitkilərin gen xəritəsində formalaşır. Biz yuxarıda dəfələrlə qeyd etmişik ki, hüceyrə şirəsinin tərkibi dəyişən olub, bitkinin növündən, bitdiyi sahənin torpağının tərkibindən, toxumdan və ekoloji təsir amillərindən asılı olur. Göstərilən amillərin təsirindən sintez olunan maddələrin bəziləri şirədə olmaya bilər, digərləri isə şirədə çoxluq təşkil etməsi mümkün olur. Şoransız sahədə bitən və təcrübədə istifadə olunan yabanı meyvə bitkilərinin vakuollarında faktiki olaraq fruktozaya, saxarozaya və digərlərinə təsadüf edilir. Lakin bəzi yetişmiş toxumaların hüceyrələrinin vakuollarında çoxlu miqdarda zülalların və alkaloidlərin toplanması (kolloid məhlul) müşahidə edilir. Ümumiyyətlə götdükdə bitkilərin növündən, bitdiyi sahədən və toxumadakı hüceyrələrdən asılı olaraq, vakuol zülal tipli üzvü turşularla, duzlarla, tanılarda bol olan qruplara ayrılır. Bunun əsas səbəbi protoplazmada artıqlıq yara dan bu maddələrin müəyyən hissəsini vakuola toplamaqla, hüceyrə protoplazmanın normal fəaliyyətinə şərait yaradır. Bununla yanaşı şəkərlərin bir sıra spirtlərlə, aldehidlərlə, fenallarla, flavinoidlər ilə birləşmələrindən vakuolun rəngverici şirəsi yaranır (ləçəklərin rəngi). Meşədəki meyvəli bitkilərinin vakuollarının analizi zamanı onların əsasən iki funksiyalı hüceyrədə icra etdiyi məlun olur. Onlardan birinci funksiya, ehtiyat və artıq maddələrin vakuola axını, toplanması və turqor vəziyyətinin hüceyrədə saxlanması, ikinci funksiyası isə ətraflı izah tələb edir. Məlumdur ki, ionların və şəkərlərin vakuol şirəsində konsentrasiyası hüceyrə örtünə nisbətən daha yüksək olur. Tonoplasta bir müddət bu maddələrin şirəyə diffuz olunmasını ləngidir və bu zaman suyun vakuola axını açıq qalır. Örtükdəki suyun bolluğu vakuola diffuz yolu ilə maddələrin daxil olmasını asanlaşdırır. Bu cür bir istiqamətli suyun vakuolda diffuz etməsindən osmos təzyiqi hüceyrədə yaranır. Vakuola axan su tədricən protoplastaya, oradan da hüceyrə örtüyünün divarına təsir edərək turqor vəziyyətin yaradır. Hüceyrələr, o cümlədən tozcuqların tam formalaşması zamanı xırda vakuollar birləşərək bir iri vakuolu əmələ gətirir və bu zaman paralel olaraq (xüsusən embrional) hüceyrənin böyüməsi və differensiasiyası baş verir.

Vakuolların mənşəyi və əmələ gəlmə səbəbləri axıra qədər tam aydınlaşdırılmamışdır. Bizim subyektiv fikrimizə görə vakuollar hüceyrənin ehtiyat maddələrin bankı olub, protoplazmadan xaricə atılmayan məhsulların müəyyən hissəsini vakuola axıtmaqla, plazmalemmadakı orqanoidlərin fəaliyyətini normallaşdırır və hüceyrə daxilində bir sıra maddələrin sintezi üçün lazım olan fermentativ reaksiyaları sürətləndirir.

Vakuolların müxtəlif yollarla əmələ gəlməsindən biri qranulyar endoplazmatik retikulumun sisterlərinin lokal genişlənməsi və ribosomlarını itirən membranlara qarışıq maye kütləsi ilə dolmasıdır. Membranı genişlənməsi və maye ilə dolmuş sahələri tədricən izolyasiya olunaraq yumurulaşmış vakuola çevrilir. Xırda vakuollar da öz növbəsində birləşərək bir iri vakuolu əmələ gətirir. Retikulyar membran isə bu andan etibarən tonoplastaya çevrilir. Vakuolların hüceyrədə yaranması retikular sisterinlərdəki aqranulyar köplərin bir-biri ilə birləşərək kiçik vakuolları əmələ gətirməsi ilə əlaqədardır. Bununla yanaşı vakuol köplərlə diktosom sisterinlərinin birləşməsindən də yarana bilər. Biz vakuolların əmələ gəlmə mexanizmlərini verməkdə məqsədimiz təkamül prosesində stres faktorlarına qarşı onların membranlarından xüsusi neytrallaşdırıcı strukturların formalaşması ilə stresdən protoplazmanın təmizlənməsi və onun normal fəaliyyətinə şəraitin yaranmasının əlaqəli olduğunu göstərməkdir. Beləliklə, ekoloji cəhətcə müxtəlif olan mühitdə təbii inkişaf edən bir sıra bitkilər mühitə uyğun abiotik faktora qarşı strukturlar quraraq plazmalemanın stressə dözümlü təsiri həddində fəaliyyət göstərən sistemi təkamüldə yarada bilərlər. Bu sistem çərçivəsində fermentativ reaksiyaların sürəti azala və çoxala bilər. Təkamül prosesində qazanılan neytrallaşdırıcı strukturların həddi çərçivəsindən protoplazmaya stres faktorların təsirindən sonra protoplazmadakı orqanoidlərin fəaliyyəti dayanır və hüceyrələr eliminasiyaya uğrayır. Məsələn, retikulyar sisterinlərdə xüsusi strukturları yaradan hüceyrələr bu strukturlar vasitəsilə duzlar və digər birləşmələri vakuol şirəsinə sərbəst su keçiriciliyi sistemi ilə birlikdə protoplazmanı göstərilən zərərli faktorlardan təmizləyir və hüceyrələrin elastikliyi nəticəsində orqanoidlərin protoplazmada fəaliyyəti üçün normal şərait yaranır. Yüksək hərarətin, şaxtanın müxtəlif şüaların təsiri zamanı təbii artan yabanılardan hüceyrələri göstərilən zərərli faktorların təsirini azaltmaq üçün polifunksional sintez sistemindən, monofunksional sintez sistemində keçirlər, yəni hüceyrələr yüksək hərarətdən və şaxtadan qorunmaq üçün termos rolunu oynayan xüsusi maddələr sintez etməklə stresin onlara təsirini azaldırlar. Yüksək hərarəti olan qumşal mühitdə təbii toxumla artan bitkilərin çox dərinə nüfuz edən əmici kök sistemləri vasitəsi ilə soyuq suyun bitkidə dövranı və transpirasiyası nəticəsində protoplazmadakı orqanoidlərin fəaliyyətinə normal şərait yaranır. Seçdiyi təbii mühitdə artan bitkilər hüceyrələri xarici amillərin təsirinə qarşı neytrallaşdırıcı strukturları yaratması daha çox önəm daşıyır, nəinki sırf göstərilən amillərin hüceyrələrə təsiri. Normalı mühitdə təbii toxumla artan və bir yerdə inkişaf edən bitkilər yuxarıda qeyd edilən stres mühiti təkamül prosesində keçmədikləri üçün, redukulyar sisterinlərin membranları, stres mühitdə normal inkişaf edən bitkilərin sisterinləri kimi strukturları yarada bilmir, qısa müddətli yoxluq ilə artırılan bitkilərin sonra məhv olmasına gətirib çıxarır. Bizim subyektiv fikrimizə görə qısa zaman müddətində müxtəlif maddələrlə stressə dözümsüz bitkilərə təsir etməklə dözümlü bitkilərin alınması inandırıcı görünür. Bunun da

əsas səbəbi bu bitkilərin təkamül prosesinin keçməsi zamanı stressə qarşı neytrallaşdırıcı strukturları əmələ gətirə bilməməsidir. Məlumdur ki, lizosomlar qialoplazma ilə membranın sərhəddində və daxilində hidrolitik fermentləri olan orqanoid olub, bütün makromolekulları (nuklein turşusunu, zülalları, polisaxaridləri), o cümlədən lipidləri və digər üzvlü birləşmələri dağıda bilən strukturdur. Bu orqanoid yaqın ki, ya endoplazmatik retikulumun, ya da aparat Holjinin törəmələridirlər. Onun əsas funksiyası sitoplazmadakı ayrı-ayrı strukturları və birləşmələri həll edib neytrallaşdırmaqla, yerində yeni sitoplazmatik vakuolları yaratmaqdır. Məhz hüceyrənin bu sistem ilə fəaliyyəti nəticəsində onun tərkibindəki fermentlərin stress təsir faktorlarına qarşı dağıdıcı xüsusi ferment qrupları yaradır və hüceyrə zərərli bu faktorları zərərsizləşdirə bilər, yada parçalayaraq zərərsiz hala gətirir. Bəs bu cür zərərsizləşdirici strukturlar necə yaranır? Lizosomlar sitoplazmadakı aqranulyar sisterinlərin izolyasiya olunan sahələrinin yaranmasından başlayır (üzərində membran ribosomların, ətrafında isə mitoxondirlərin, plastidlərin və diktosomların olmasına tez-tez təsadüf edirlər). Həllədiçi hidrolitik fermentlər ya izolə edilmiş sisterinlərin özündə olur, ya da izolə edilmiş köplərdən oraya axın edir. Sisterinləri izolə edən daxili membranlardan birinin dağılması nəticəsində hidrolitik fermentlər axaraq dağıdıcı və həllədiçi funksiyasını yerinə yetirir. Bu zaman xaricdəki digər membranlar zərər çəkmir və avtolitik vakuol rolunu –yəni tonoplasta membran xassəsini qoruyub saxlayır. İlk anlarda oraya düşən orqanoidləri tanımaq mümkün olur. Lakin bir müddədən sonra onlar tam əriyərək tutqun amorf kütləni əmələ gətirir (dağılmağa macal tapmamış material). Sonda isə amorf kütlə də yoxa çıxaraq tipik sitoplazmatik şəffaf vakuolu əmələ gətirir. Yaranan aşağı molekulyarlı birləşmələr tonoplasta membranından keçmək qabiliyyətinə malik olub, protoplastada maddələr mübadiləsində istifadə olunur. Beləliklə, sitoplazmadakı membran sahələrinin izolyasiyasının onun daxili məhsulunun yaranmasında həllədiçi rolunuun oynaması, vakuolun hüceyrədə müxtəlif yollarından biridir.

Vakuol lizosomda avtolizi və tonoplastanın təsirindən vakuol daxilində hərəkəti sürətlənmədən qalan müxtəlif orqanellərin lizisi baş verir. Bu proses nəticəsində vakuol-lizosoma sitoplazmanın yeni sahələrinin orqanellərlə daxil olur və yenidən onların lizisi başlayır. Beləliklə, əgər mərkəzi iri vakuol hüceyrədə turqor vəziyyətini ehtiyat maddələrini və hüceyrə tullantılarını izolyasiya hesabına saxladıqda xırda vakuollar sitoplazmada lokal zonaların avtolizində iştirak edir. Bizim fikrimizə görə lokal avtolizə bitkilərdə müdafiə (streslərə qarşı) rolunu oynayır. Hüceyrədə qısa müddətli qida çatışmamazlığı baş verdikdə o, sitoplazmanın lokal hissəsindəki qidadan istifadə edə bilər. Lizosom-vakuolların başqa funksiyası hüceyrədəki artıq orqanoidləri (plastid, mitoxondri) kənarlaşdırmaq keyfiyyətinə malik olmasıdır. Buradakı hidrolitik fermentlər isə hüceyrə, səthini və protoplastasını ölməsi ərafında həllədiçi kimi təmizləməsidir. (su keçirici elementlər yarandıqda).

Yuxarıda göstərilən yabanı, meyvə, giləmeyvə və yulqunun toxumlarının təbii cücərməsində müəyyən fərqlər vardır. Məsələn, şoransız torpaqda bitən bitkilərin toxumlarını qunt suyu ilə nəmli Petri qabında termostatda qoyulmuş təcrübənin heç birinin toxumalarından cücərti əldə edilməmişdir. Yulqunun toxumlarını qunt su (şoran) ilə termostatda 85% qədər cücərti əldə edilmişdir. Buradanda belə nəticəyə gəlmək olar ki, şoran olan torpaqda təbii toxumla artan

bitkilərin vakulyar sistemlərin arasında morfoloji və keçiricilik strukturunda fərqlər mövcuddur. Bu müxtəlif şəraitdə bitən və təbii toxumla artan bitkilərin cücərməsi fonundakı göstərilən fərqlərdən görünür. Halbuki şoransız torpaqda təbii çıxış verən və artan bitki toxumlarını normal su ilə təmin etdikdə 24°C-də 55-60% qədər cücərti alınır və bu rəqəmi dəyişkəndir. Göstərilən yabani bitkilərin toxumlarının cücərmiş uc hissəsi hamısında çox incə apikal meristem hüceyrələrindən ibarət olur. Toxumdan cücərmiş kökün apikal meristem zonasının sahəsi çox kiçik olub, xarici səthi üsküklə örtülür. Üsküklə mikroskopda baxış zamanı onun canlı və yeniləşən hüceyrələrə xarici səthin qocalmış hüceyrələri qurduqları üçün, daxili zonanın tez-tez bölünən hüceyrələri hələ canlı iken qatları əmələ gətirir. Bitki toxumlarından əmələ gələn kök hissəsinə üskük özündən çoxlu miqdarda şirə ifraz edilir. Yəqin bu şirə toxumlar təbii cücərəkən olduğu torpaq qatını nəmləndirmək üçündür. Üsküyü mərkəzi ox hissəsi olan kolumella hüceyrələrində kraxmal dənəciklərinin əmələ gəlməsi, kökün yerdəyişməsi zamanı əvvəlki istiqamətdə inkişafına kömək edir. Üskükdən sonra kökün apikal meristemin çoxda böyük olmayan sahəsində bölünən hüceyrələr fəaliyyət göstərir. Demək olar ki, cücərdilən yabani bitkilərin toxumlarının hamısında bölünmə sahəsi 0.5-1 sm-dən çox olmur, lakin yulqun bitkisinin apikal meristem hüceyrələrinin bölünmə sahəsi 1.5-2 sm-qədərdir. Apikal meristem hüceyrələrinin bölünmə zonası şəffaf və az sarımtıl rəngdə olur. Hüceyrələrin bu cür rəng alması sitoplazmanın tərkibində vakuolların olub-olmamasından, gərilməsindən və böyüməsindən asılı olur. Toxumdan cücərən köklərlə, torpağın altındakı incə kök hüceyrələrinin apikal bölünmə zonasının rəngi çox hallarda bir-birindən fərqlənir. Toxumdan inkişaf edən köklərin bölünən uc meristem hüceyrələri ağımtıl sarı rəngə çalan, torpağın altındakı kökün apikal meristem zonası isə şəffaf rəngdə olur. Köklərdən hemotoksilin metodu ilə hazırlanmış preparatlarda nüvə çox incə xoş təsir bağışlayan tündləşməyən ağ-qaraya çalan rəngdə olur. Aşıyıcılardan tam təmizlənən köklərdəki hüceyrələrin sitoplazması işıqlı ləkəsiz olur. Nüvə və hüceyrə örtüklərinin strukturunu filtrlər vasitəsi ilə çox böyük görmə oklyarlarından istifadə etməklə tədqiq etmək olur. Ədəbiyyatlardakı məlumatlara görə apikal meristemin bölünən hüceyrələrində vakuollara təsadüf edilir. Bizim göstərilən bitkilərin köklərinin bölünən meristem hüceyrələrində vakuollar müşahidə edilmir. Vakuollar meristem hüceyrələrinin bölünmə zonasının kökün örtük səthinin nüvəsi tam rənglənməyən selillozalaşmış iri hüceyrələrində tez-tez iri vakuola təsadüf edilir. Bu hüceyrələr preparatların hazırlanması zamanı əzilməyə mane olduğu üçün, onlar örtük şüşəsi altından kənarlaşdırılır. Meristemdəki bölünən hüceyrə telefazada qız hüceyrəsi ilə arasında əmələ gələn ara kəsmədən sonra ölçülərinə görə eyni hüceyrə yaranır. Bu hüceyrələrin nüvələri kiçik incə rənglənməklə yanaşı onların tədricən böyüməsi və növbəti bölünmə fazalarına hazırlanması prosesi gedir. Bu hüceyrələrin böyüməsi heç də gərilmə hesabına olmayıb hüceyrə membranının aktiv zonalarında əlavə membran mayesinin sintezi nəticəsində gərilmədən böyüyə bilir. Ədəbiyyatda isə hüceyrənin bütün örtüyü boyu turşuların təsirindən yumşaldığını və turqor vəziyyətində olan hüceyrənin gərilmədən böyüməsinin baş verdiyi qeyd edilir. Lakin bu zonadakı bölünən meristem hüceyrələrinin vakuolun hesabına gərilib böyüməsi az inandırıcı görünür və bu hüceyrələrdə iri vakuola təsadüf edilmir. Meristemin bölünən boy hüceyrələrinin böyüməsi bir çox hallarda sinxron baş

verir. Tam böyümüş hüceyrələrin interfaza mərhələsinə keçidini incə rənglənməsini və nüvə daxilində xromatin dənəciklərinin görünməsini və hətta onları sayılmasının belə mümkün olmasını və bölünmədə interfazaya keçidin əsas göstəricisi ola bilər. Hüceyrə interfazaya keçməmiş böyüməsi, bölünmə fazalarına keçmədən öncə baş verir. Böyüməyə hazır olan hüceyrələr isə elə bil ki, böyümək üçün öz növbələrini gözləyirlər. Biz bir daha qeyd edirik ki, toxumun cücərməsindən yaranan kökün apikal meristeminin lokal sahəsindəki bölünən hüceyrələrin böyüməsi, gərilməsi bütün qlafın yumuşalması və qlaf membranının gərilmədən qlafda əmələ gələn boşluqların maye ilə doldurulması hesabına olmayıb, bu hüceyrələrin telefazadan interfaza mərhələsinə keçid zamanı bölünməyə hazır olan hüceyrənin qlafındakı lokal aktiv zonalarına membran mayesinin sintezi hesabına hüceyrənin böyüməsidir. Öyrəndiyimiz yabani formaların toxumlarının cücərməsindən inkişaf edən köklərin müxtəlif zonalarındakı hüceyrələri formasına, ölçüsünə, nüvələrinin boyalarla rənglənməsinə, kökdəki funksiyasına görə bir neçə qrupa ayırmaq olar. Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi kök, qoruyucu üskük hissədəki hüceyrələrdən, sürətli bölünən boy meristem hüceyrələrindən, gərilmə hüceyrələrindən, udma xüsusiyyəti olan hüceyrələrdən (güclü, zəif udma) apikal meristemdən uzaqda formalaşan metaktslemadan, meristemə yaxın metafloemadan və protoktslemadan ibarət olur. Toxumlardan inkişaf edən kökləin apikal meristemin üst səthindəki hüceyrələri aktiv olmayan hüceyrələr qrupuna aid etmək olar. Meristemdəki digər hüceyrələrdən fərqli olaraq, onların nüvələri hemotoksilində tünd rənglənilir, çox hallarda nüvəciyin və nüvənin eyni tünd rənglənməsi səbəbindən nüvəciyi nüvədən ayırmaq çətinləşir. Bu zonadakı hüceyrələrin bölünməsinə nadir hallarda təadüf edilir. Zəif bazafil olan hüceyrələrin protoplazma sahəsində tez-tez iri vakuollara təsadüf edilir. Bu hüceyrələrdə kiçik nüvəciklərin sayı bir neçə ədədə çatır və xromatinləri ümumi güclü rənglənmədən görünür. Aydın məsələdir ki, bu tipli hüceyrələrin ümumi bioloji passivliyi yarandıqda DNT, zülalların və RNT-nin sintezi ləng gedir. Kökdəki ayrı-ayrı mersitematik toxuma hüceyrələri ölçülərinə, formalarına və metabolik proseslərin gedishinə görə fərqlənilirlər və hüceyrələr meristematik zirvədən uzaqlaşdıqca müxtəliflik daha da güclənir. Mitoz prosesi göstərilən toxumalarda müxtəlif olub, kökün uc hissəsindəki hüceyrələrdən fərqli vaxtlarda qurtara bilir. Tədqiq olunan yabani formaların toxumlarından əldə edilən köklərin uzununa kəsiyində müxtəlif toxumalardakı hüceyrələrin ardıcıl düzülüşü müşahidə olunur. Bir sıradakı hüceyrələrin ümumi bir, iki insial hüceyrəsi olur. İnsal hüceyrələr bölünmə zamanı kənar toxumalrın zonasına düşürlər. Bu formaların köklərinin normal inkişafı zamanı, onların forması və ayrı-ayrı hüceyrələrin bölünmə istiqaməti dəyişmir, bütün hüceyrələr bir-birinə sıxlaşaraq, yaxud yapışaraq, aralarında çatları və boşluqları əmələ gətirmir. Bu o zaman baş verir ki, ayrı-ayrı hüceyrələr kökün inkişafı dövründə böyümə istiqamətlərini qoruyub saxlasınlar. Toxumalarda bölünmə zamanı hüceyrələr bir-birləri ilə qarışırlar. Onların arasında olan sərhəd məsafəsi və böyümə zamanı məsafə nisbəti dəyişməz saxlanılır. Buna görə də onların arasında bölünmələr müddətində məsafə fərqi yaranmır. Hüceyrələrin bu cür proporsiyalı inkişafı nəticəsində böyümə heç yerdə azalmır, tərsinə onların hər istiqamətə proporsional artımı baş verir. Hüceyrə örtüyünə vizual mikroskopda diqqət yetirdikdə, ona qonşu olan hüceyrələr bir-birlərinə elə bil bərkidilmiş vəziyyətində

olurlar. Onlar hələ meristemdə olarkən boruları vasitəsi ilə plazmodesmaya keçirlər (protoplastları birləşdirən) Hüceyrələrin böyüməsi zamanı onların örtükləri qarışmadıqları üçün borucuqlar zədələnmirlər. Böyümənin nisbət proporsiyasının saxlanması kök hüceyrələrindən başqa bitkilərin digər orqanlarına da xarakterik cəhətdir. Başqa sözlə desək ixtiyarı hüceyrənin hər hansı kəsik müstəvisində böyüməsi, meristem zirvəsindən kənarda bərabər məsafədə baş verir. Toxumadaxili hüceyrələrin kökün ucundan bərabər məsafədə olmalarına baxmayaraq onların mitotik sikli müxtəlif olur. Proporsiyayı dəyişən hüceyrələr boy inkişafını dəyişməmək üçün hamısında eyni sürətli böyümə baş verir. Bir mitoz siklində növbəti hüceyrə, meristem ucunda böyüməsi onun ölçüsü qədər zirvədən uzaqlaşır və bu məsafə hüceyrənin böyümə ölçüsü ilə kökün uc nöqtəsi arasındakı məsafəyə bərabər olur. Nəticədə hüceyrənin mitotik sinkli dövründə böyümənin nisbi sürət sabitliyini qoruyur və bəzi hallarda onlar zəif böyüyür. Bu zaman iki mitotik bölünmə sinkli arasındakı hüceyrənin böyüməsinin həcmi eksponensial qanunla idarə olunur. Hüceyrənin mütləq həcmünün böyümə sürəti, onun uzunluğunun nisbi böyümə sürətinin eninə kəsiyinin sahəsinin hasilinə bərabər olur və bu ədəd meristemdən uzaqlaşan hüceyrələr də (məsafəsi) həmişə sabit qalır. Əgər böyümə proporsiyasını dəyişən hüceyrə (uzunluğu) yoxdursa, mitoz zaman onlar bərabər sayda artır. Kökün uc nöqtəsindən eyni məsafədə olan hüceyrələr bir sıra əlamətlərinə görə bir-birindən fərqlənilir. Buna baxmayaraq onların hamısının nisbi eyni sürətlə böyüməsi o zaman baş verir ki, kənarda nisbi bölünmələr yoxdur. Köklərə çox kiçik dozalarla sarkolizin və HDMM məhlulları təsir etdikdə onların bölünmələrinin proporsiyalı böyümə nisbəti pozulur və mütaqənlərin təsirindən bir toxuma hüceyrəsinin çox, digərinin isə az zədə almasından kökün uc hissəsi ilə böyüyən hüceyrə arasında sabit inkişaf proporsiyası və məsafəsi sabit qalır. Bunun nəticəsində çox zədə almış toxuma hüceyrələri ilə az zədə almış hüceyrələrin böyümə proporsiyasında fərq yaranmır. Bu fərq yaranmır ona görə ki, belə bir böyümədə fərq olsaydı onda kök tam öz formasını ala bilməzdi. Bu prosesin nə üçün baş verməsinin mexanizmini aydınlaşdırmaq mümkün olmadı. Məsələn, hüceyrələrin elə bir xüsusiyyəti də vardır ki, özündən xüsusi maddə ifraz etməklə yanındakı zəifləmiş hüceyrənin böyüməsini sürətləndirə bilər. Bir hüceyrənin müxtəlif divarı, müxtəlif strukturu və qalınlığı ola bilər. Qonşu hüceyrənin böyüməsi digər hüceyrələri gərilməsi hesabına baş verir. Hüceyrələrə xarakterik olan gərilmə kökün müxtəlif toxumalarında eyni proporsiya nisbətində gedə bilər. Lakin ayrı-ayrı toxumalarda mitoz prosesi meristemdən müxtəlif məsafədə olan hüceyrələrdə gərilmədən sonra qurtara bilər. Orqanların və hüceyrələrin böyüməsi müxtəlif olub, bir-birinə müxtəlif pillələrdə təsir edə bilərlər. Məlumdur ki, bitkinin inkişafda olan orqanlarının bəzi toxumalarında, gərginlik onu kəsəndə yarana bilər. Qonşu hüceyrə böyüdükdə ətrafındakı hüceyrələr də gərilirlər və hətta özü böyümədikdə belə dartılma nəticəsində onlar böyüyür. Biz yuxarıda hüceyrələrin, kökün uc nöqtəsindən eyni məsafədə bir-birinə təsirindən gərilməsinə yuxarıda qeyd etdik. Bu mexanizmin çox vacib məsələlərdən biri olub (meristemdən gərilməyə keçid), bir sıra məlum olmayan proseslərə aydınlıq gətirir. Hüceyrənin meristemdən gərilmə zonasına düşməsinə 6-12 və daha çox vaxt tələb olunur. Məhz kökün böyümə sürətini qorumaq üçün, onun bölünən hüceyrələrindən neçə ədədinin göstərilən zaman müddətində gərilmə zonasına düşməsindən asılıdır. Lakin meristemdəki hüceyrələrin

gərilmə zonasına keçdiyi zaman onların miqdarı artdıqca, böyümə prosesi ləng gedir və meristemdəki bölünən hüceyrələrin sayı azalmağa başlayır. Böyüyən kökə müxtəlif təsirlərdən məlim olmuşdur ki, meristemdəki bölünən hüceyrələrin sayı nə qədər az olarsa, o qədər də hüceyrələr az sayda gərilmə zonasına düşür. Məsələn, bizim müşahidələrimiz zamanı hüceyrələr müəyyən sayda gərilməyə başlayırlar və ona görə də onların sayı gərilmə hazırlığı zamanı nə qədər çox olarsa, o qədər də hüceyrələr gərilmə zonasına düşürlər. Bizim subyektiv fikrimizə görə, meristemin ölçüsü və ondan ayrılan hüceyrələrin sayı bitkinin özünə sintez etdiyi xüsusi hormonların təsiri ilə yaranır. Lakin təcrübələr vasitəsi ilə bu faktın təsdiqini məhdud sayda bitkilərdə yoxlamaq olar. Bu məsələyə aydınlıq gətirmək üçün ingibitorların (sarkolizin, NMM) təsiri zamanı, tormozlanmadan meristemdən çıxan hüceyrələrin sürətinin dəyişməsi xüsusi maraq doğur. Aydın məsələdir ki, istifadə etdiyimiz yabani bitkilərin toxumları kimyəvi ingibitorlara qarşı mədəni formalara nisbətən daha dözümlülük nümayiş etdirirlər. Lakin onların arasında bu birləşmələrin təsirinə qarşı azda olsa fərqlər meydana çıxır. Göstərilən maddələrlə təcrübədə istifadə etdiyimiz toxumlardan alınmış cücərtiləri 2-6 saat arasında saxladıqdan bir müddət (təsir saxlama müddəti) sonra, hər iki saatdan bir hüceyrələrin bölünmələri tədricən azalmağa başlayır. Lakin gərilmə zonasındakı hüceyrələrin böyüməsi və gərilməsi bu mərhələdə davam edir. Nəticədə böyüməsi qurtaran hüceyrələrə ingibitorların təsirinə baxmayaraq, gərilmədən yaranan kökün uzunluğu kontroldakı cücərtilərin uzunluğundan az fərqlənir. Halbuki, bu zaman meristemdəki bölünən hüceyrələrə ingibitorların təsiri az olur və onların bir hissəsinin xromosomlarında müxtəlif xromosom, xromotid və fraqment tipli aberrasiyalara tez-tez təsadüf edilir. Eninə kəsiklərdəki hüceyrələrdən və müxtəlif vaxtlarda hazırlanmış preparatların analizindən məlum olmuşdur ki, kökün böyüyən hissəsi iki zonadan ibarət olur (kontroldakı kimi). Birinci zonadakı kök hüceyrələri ingibitorların təsirindən asılı olmayaraq kontroldakı hüceyrələr bənzəyirlər. Bu zonadakı hüceyrələrin bölünməsinə təsadüf edilməməsinə baxmayaraq, çox az sürətlə böyüyürlər və onların uzunluğu dəyişmir (kökün uzunluğu dəyişir). Kökün ikinci hissəsi (hüceyrələr tez uzanır və kök zirvəsində uzaqlaşan zaman) isə tez uzanmaqla yanaşı, onlar kontroldakı kök hüceyrələrinin gərilməsinə bənzəyirlər. Ingibitorların təsirindən nə qədər çox vaxt keçmiş olarsa, o qədər az hüceyrələr gərilmə zonasına düşürlər. Belə görünür ki, ingibitorların təsir müddəti iki dəfə azaldıqda, hüceyrələrin meristemdə miqdarı da o qədər dəfə azalmağa başlayır və onların mitotik siklinin uzanma müddəti kontroldakı kök hüceyrələrinin uzanmasından fərqlənir. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olar ki, ingibitorlar hüceyrələrin meristemi tərk etmə müddətinə təsir etmirlər. Həqiqətdə meristemdəki hüceyrələrin miqdarı dəyişmirsə (kontrol) meristemin üst hissəsindəki hüceyrələrin yarısı oradan çıxır, meristemin aşağı hissəsindəki hüceyrələr bölünürlər və onların dördü birindən yeni meristem hüceyrələri əmələ gəlir. O vaxt ki, ingibitorların təsirindən tam bölünmə dayanır, meristemdən birinci sikkədə üst hissəsindəki hüceyrələrin yarısı çıxır, ikinci sikkədə onların dördü birini, üçüncü sikkədə isə səkkizdə biri çıxır. Bu cür mexanizmin ona görə baş verir ki, meristemdəki hüceyrələrin oradan ayrılmasının vaxtı dəyişmir, yalnız bölünmənin tormozlanması zamanı meristemdəki hüceyrələrin oradan çıxmasının tempi azalır. Bir uzununa düzülmə sırasında narın kök və qabığının 9-120 ədəd meristem hüceyrələrinə təsadüf

edilir və bu rəqəm dəyişkəndir (K_7). Əgər biz hesab etəsk ki, bütün hüceyrələrin mitotik sikli eynidir, onda bölünən hüceyrələrin bölünməyən hüceyrələrin sərhədindən meristemə qədər sayı (M) meristemdən çıxan hüceyrələrin sayını aşağıdakı formula ilə hesablamaq olar:

$$p = \log_{kz} / \log_2 - 1 = \frac{\log_{kx}}{\log_2 - 1} \text{ alınan bu rəqəm}$$

dəyişkən olub 3-5 arasında olur. Cücərtinin (eninə kəsiyin hər bir sırasındakı hüceyrənin sayından asılı oalraq). Meristemin özü isə aralıq vaxtda yəni 3-5 mitotik sikl arasında yox olur (buna 40-45 saat tələb edir). Əgər, hər siklin müddəti 4-6 saat bərabər olarsa, təqribən bu sikllərin keçməsi altından, yuxarı olur. İnqibitorların (NMM, sarkolizin) cücərtilərə təsirindən sonra təqribən 2-2.5 gün buna uyğun gəlir. Ona görə ki, kökün böyüməsinin sürətlənməsi, hüceyrələrin meristemdən çıxması zamanı baş verir və onların gərilməsinə vaxt tələb olunur. Beləliklə, inqibitorlarla təsir edilmiş köklərdə bölünmələr tam dayandıqda hüceyrələrin meristemdən çıxma sürəti bölünmə mərhələsinin hesabına tormozlanır. Məhz buna görə bərabər mitotik sikl müddətində meristemdəki hüceyrələrin yarısı meristemdəki hüceyrələrin sayından asılı olmayaraq çıxır. Bu cür qanunauyğunluq iki cür interpretasiya oluna bilər. Bizim fikrimizə görə, inqibitorlarla təsir edilmiş meristemin hüceyrələri öz aralarında bir-birilərinə təsir etməsi zamanı hansısa bəzə məlum olmayan maddələrin ifrazı mitotik sikl dövründə hüceyrələrin yarısının meristemdən çıxmasını sürətləndirir. Bizim bu prosesin baş verməsi faktının təsdiqləməsinə dair hər hansı faktımız yoxdur. İkinci fikrimizə görə bu prosesin əmələ gəlməsi bölünməyən hüceyrələrin gərilməsi zamanı baş verir və bu mexanizmə inqibitorlar təsir edə bilmir. Bu zaman meristemdən çıxan hüceyrələrə inqibitorların təsiri olmur. Meristemdəki hüceyrələrin oradan çıxma sürəti və sayı azalmaqla yanaşı normal hüceyrələrin mitotik siklini davam etdirməsi ərafəsində sayı iki dəfə azalmış olur. Meristemdə qalan və meristemdən çıxan hüceyrələrin say nisbətləri hüceyrələrarası təsirlərdən yaranmır, bu nisbət hüceyrənin meristemdə həyatı əhəmiyyəti olan mitozun tam dayanması ilə yaranır. Müxtəlif sistemlərdəki bitki hüceyrələrinə inqibitorların təsirinin nəticələri, bəzi mənbələrə görə heyvani hüceyrələrdə alınmış nəticələr ilə üst-üstə düşür. Biz paralel müxtəlif obyektlərlə təcrübələr aparmadığımız üçün, bu barədə hər hansı fikrin söylənilməsi çox çətindir Meristemdən hüceyrələrin çıxması ilə böyümənin və gərilmənin başlaması mexanizminə aydınlıq gətirmək üçün müxtəlif faktorların hüceyrənin böyüməsinə təsirindən hansı nəticələrin alındığı çox maraq doğurur. Köklərdə aparılmış təcrübələr nəticəsində hüceyrələrin bölünməsinin inqibitorların təsiri ilə tam dayanması onu göstərir ki, meristemdən hüceyrələrin çıxma sürətinin dəyişməsi daxilindəki xüsusi avtonom mexanizmin olması ilə əlaqədar olub, onların keyfiyyətini müəyyənləşdirir. İnqibitorlar mitoz bölünməni tam dayandırmaqla yanaşı, bölünmə mexanizminin fəaliyyətinə mane də olurlar. Burada sual meydana çıxır: normal kökün meristemindəki hüceyrələr doğrudanmı yuxarıda qeyd edilən nizamlayıcı mexanizm ilə oradan çıxır? Bu məsələlərə keçməmişdən öncə bilmək lazımdır ki, meristemdən çıxması vaxtı necə dəyişir ki, hüceyrələr oradan çıxır və bu prosesin gedişi zamanı kökə müxtəlif faktorların təsiri zamanı nə baş verir? İkincisi isə hüceyrələr meristemdən çıxana qədər onların bölünmə sayı dəyişirmi?

Bizim apardığımız təcrübələr göstərir ki, mitoz prosesinə qanına şüasının təsirindən hüceyrələrin qanuna uyğun meristemdən çıxması kök hüceyrələrinə sarkolizin və NMM

təsiri kimidir. Bir sıra mutagenlər mövcuddur ki, onlarla cücərtilərə təsir etdikdə hüceyrələrin mitozu çox yavaş, bəzi hallarda isə bu prosesin gedişi tam dayanır. Lakin elə faktorlarda vardır ki, onların təsirindən meristemdən çıxan hüceyrələrin vaxtı dəyişə bilər. Bizim müşahidələrimiz zamanı cücərtilərin olduğu mühitin temperaturunu yüksəklikdə, hüceyrələrin ölçüsü meristemdə kiçilə bilər. Bu o zaman baş verir ki, temepaturun yüksəlməsi ilə dayanması. normal hüceyrələrin kökün meristemində olması ilə üst-üstə düşsün. Lakin bu effektin hüceyrələr arası təsir ilə heç bir əlaqəsi yoxdur. Təcrübədə istifadə edilən yabani bitkilərin tuxumlarının cücərdilməsindən alınan köklərin böyüməsi zamanı meristemin çox az hissəsini kəsib götürdükdə əks nəticələr alınır. Bəzi bitkilərin kök meristeminin az hissəsini digərlərində isə kök meristemin çox hissəsi kəsildikdə kökün böyüməsi sona yetir, bəzi hallarda yaralı hissə regenerasiya olunur və kökün böyüməsi davam edir. Bu təcrübə zamanı zədələnmiş zirvə meristemindəki hüceyrələrin böyüməsi birdən dayanmır. Bizim təcrübənin nəticələrinə əsasən kəsilən yerin uzanan hissəsi, inqibitorların təsirindən alınan nəticələrə tam uyğun gəlir. Beləliklə, inqibitorların kök hüceyrələrinə böyümə müddətinə təsiri yox dərəcəsinədir. Temperaturun yüksəlməsindən alınan kök meristeminin bir hissəsini kəsib cücərdilməsi zamanı böyümə əvvəlki təcrübələrdən fərqli olaraq daha tez sona yetir. Kəsilmiş meristemin regenerasiyası o zaman baş verir ki, bölünən hüceyrələr meristemdən çıxmamış olsunlar. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olur ki, kök ucunun müəyyən hissəsinin kəsilməsi hüceyrələrarası təsir münasibətlərini pozur və nəticədə kəsik zonadakı hüceyrələrin istiqamət proqramı dəyişir. Belə hüceyrələr meristemdə qalaraq gərilmə zonasına düşürlər. Onlar tam determinasiya olunmadıqlarına görə, üst meristem hüceyrələrindən fərqli olaraq meristemdə qalırlar. Beləliklə, kökə müxtəlif təsirlərdən sonra meristemdən çıxan hüceyrələrin çoxu determinasiya olunan hüceyrələrdir və onlar bölünmə sayından asılı olmur (gərilmə prosesində). Bu proses kök hüceyrələri üçün çox effektiv olub, avtomatik olaraq meristemdəki hüceyrələrin oradan çıxmasını gecikdirir və bu da hüceyrələrin bölünmələrində tormozlanmasına səbəb olur. Meristemdəki hüceyrələrin zamandan və bir sıra proseslərdən asılı olmaması kökün inkişafı mərhələlərində xarici mühitin təsirinə onları daha dözümlü edir. Bizim bu nəticəmiz yalnız o zaman təsdiq olunur ki, kökün böyüəsi və inkişafı özündə baş versin və toxuma kulturasında bu sistem işləmir. Bölünməyən mərkəzdəki kök hüceyrələrinin fəaliyyəti meristemdə qalan hüceyrələrin vəziyyətindən asılıdır. Kiçik qamma şüasının dozaları ilə kökcükləri şüalandırıqda meristemin üst hissəsindəki fəaliyyətsiz mərkəzin hüceyrələri aktivləşərək bölünməyə başlayırlar və sonda kökün ümumi inkişafı (böyüməsi) bərpa olunur. Bəzi məlumatlara görə soyuq mühitlə kökə təsir etdikdə oxşar nəticələr alınır. Bizim subyektiv fikrimizə görə, hər bir bitkinin inkişafının temperatur həddi vardır və bitkinin kökünə soyuq təsiretmədən fəaliyyətsiz mərkəzin aktivləşməsi az inanadıcı görünür. Fəaliyyətsiz mərkəzdəki hüceyrələrin bölünmə aktivliyinin işə düşməsi ilə, qalan meristem hüceyrələrin mitoz fəaliyyətsizliyi arasında asılılığı biz aydınlaşdırma bilmədik. Fəaliyyətsiz mərkəzdəki hüceyrələrin meristemə keçidinin sürətlənməsi, meristemdəki hüceyrələrin aktivləşməsinə və sonda onların mitoz bölünmələrinə gətirib çıxarır. Bu o zaman baş verir ki, zədə faktoru onların aktivləşməsinə qədər yox olur, kökün fəaliyyətsiz hüceyrə mərkəzinin olması meristemin zədə faktorlarının təsirinə qarşı

daha dözümlü olmasına gətirib çıxarır. Fəaliyyətsiz sakitlik halını keçirən, mərkəzdən meristemə keçən hüceyrələr, qalanlarına nisbətən orada daha çox qalırlar. Bununla əsas səbəbi onların aramla (yavaş) böyüməsi ilə böyümə vaxtının üst-üstə düşməsidir və onların determinasiyaya uğramaması ilə əlaqədardır. Fəaliyyətsiz mərkəzdəki hüceyrələrin intensivliyinin, maddələr mübadiləsinin intensivliyindən az olması, onların meristemə keçdikdən sonra uzun müddət orada qalmasını təmin edir. Beləliklə, hüceyrələrin bir-birinə təsirini qiymətləndirməklə meristemdən çıxan hüceyrələrə və meristemi olan bütün orqanlarda təsadüf edilir.

Aydın məsələdir ki, mersitemdəki hüceyrələrin əsas hissəsi meristemdən çıxma mərhələsində determinasiya olunur və bu proses avtonom mexanizm olub, maddələr mübadiləsinin intensivliyindən az asılı olur. Tərsinə, meristemdə qalan az sayda hüceyrələr meristemin ayrı-ayrı hissələri ilə sıx əlaqədə olur. Asılılıq prosesinin necə baş verməsinin mexanizmi tam aydınlaşdırıla bilmədik.

Yuxarıda qeyd edilən yabani bitkilərin normal və şoran torpaqlarda təbii inkişaf mexanizmini verərkən sadə fizioloji təcrübələrdən istifadə edilmiş, onların qabığından yapacağından, kökündən hazırlanmış preparatların mikroskopda analizi aparılmış və normal torpaqlarda təbii inkişaf edən bitkilərin toxumlarının şoran və qırt suyu olan torpaqlarda təbii cücərməsinə və inkişaf etməsinə aydınlıq gətirilmişdir. Bu bitkilərin müxtəlif orqanlarından hazırlanmış preparatların analizi zamanı öyrəndiyimiz problemlərin vakuollarla sıx bağlılığı üzə çıxır. Məhz buna görə də bu bitkilərin müxtəlif orqanlarından hazırlanmış kəşik və total preparatların canlı və ölmüş toxuma hüceyrələrinin analizi zamanı kökün meristem hüceyrələrinin böyüməsinə, gərilməsinə, uzanmasına habelə vakuolların əmələ gəlmə mexanizminə aydınlıq gətirilir. Ədəbiyyatda göstərilən problemlərə aid biokimyəvi tədqiqatların nəticələri yeni məzmununda interpretasiya olunur.

Plazmatik böyümə aşağı pillədə yerləşən bitkilərdə nisbətən yavaş gedir və bunun əsas səbəbi hüceyrələrin daxilində aramsız azot tərkibli birləşmələrin zülalların sintezinə sərf etməsidir. Lakin alilərdə hüceyrələrin böyüməsi və gərilməsi daha intensiv baş verir. Yabanıların toxuma hüceyrələrinin uzununa böyüməsi və dartılması mərhələsində onların protoplazmasında bir iri vakuol yaranır və bu zaman sitoplazmanın orqanoidləri hüceyrənin daxili divarına sıxılır. Vakuolun protoplazmadakı suyu udması nəticəsində, şirəsində yüksək qatılığı olan osmotik aktiv maddələrin əmələ gəlməsini tam təmin edir və buna görə şirənin tərkibində azot birləşmələrinə az təsadüf edilir (şəkər, üzvü turşular, duzlar və s.). Müəyyən edilmişdir ki, hüceyrələrin gərilməsi, genişlənməsi və maddələr mübadiləsinin intensivləşməsi mərhələsində sonunda meristemdəki hüceyrələrin təbii həcmünün və quru çəkisinin artmasına gətirib çıxarır.

Bu proseslərin davamı zamanı hüceyrədaxili bir sıra fermentlərin aktivləşməsinə və oksidləşmə-reduksiya reaksiyasının qlikolizi hesabına yüksəlməsinə səbəb olur və bəzi fosfat birləşmələrinin hüceyrəyə axını daha da sürətlənir, sitoplazmatik membranın, mitoxondirlərin, plastidlərin strukturu mürəkkəbləşir və onların sayı dəfələrlə artır. Böyüyən hüceyrələrdə nüvənin, DNT-nin və bir sıra işlək ribosomların sitoplazmada həcmi genişlənir. İnkişaf edən kökün toxuma hüceyrələrinə azacıq da olsa (0.001%) kolxitsinlə təsir etdikdə onlarda gedən sintez proseslərinin miqdarı azalır. Kök hüceyrələrinin dartılması zamanı protoplazma örtüyünün sıxlıq keyfiyyəti aşağı enir və bu prosesin hidratlaşma ilə sıx

bağlılığı vardır. Kökün səthindən uzaqda olan hüceyrə sahəsində kraxmal tipli birləşmələrin əvəzinə, amin və üzvü turşuları əmələ gətirici maddələrin aktivləşməsi yüksəlir. Bununla yanaşı bu metabolitlərin çoxu vakuolyar şirədə toplanır, nəticədə osmotik suyun vakuola axını sürətlənir və hüceyrənin həcmi genişlənir. Bir sıra mənbələrə görə genişlənən hüceyrədə turşuların hidrolizi digərlərinə nisbətən daha tez aktivləşir, polisaxaridlərin miqdarı artır və bu proses hər zaman baş vermir. Genişlənmə zamanı hüceyrə divarı dartılmadan öncə nazikləşir. Hüceyrələrin genişlənməsi, dartılması mərhələlərində onların strukturları daha da mürəkkəbləşir və bunun da əsas səbəbi differensasiya prosesinin intensivləşməsidir. Lakin hüceyrədə hidrolizin aktivləşməsi, aşağı molekulyarlı osmotik aktiv maddələrin endoplazmatik şəbəkədən formalaşan vakuola toplanması, hüceyrəyə suyun osmotik qradienti ilə daxil olması, divarın dartılmasına, sonda hüceyrənin uzanmasına səbəb olur. Oksidləşmə-reduksiya, zülalların sintezi və fosfolipidlərin aktivliyi, bu mexanizm ilə uzanmanı daha da tezləşdirir. Faktiki olaraq bitki köklərinin hüceyrələrindəki aqranyar endoplazmatik şəbəkədən maye ilə dolmuş (köpcüklər) sisterinlər ayrılır və onların ilə birləşməsindən bir iri vakuol yaranır. Onların həcmi tonoplasta örtüyü hesabına daha da genişlənir (invaqinasiya) və bu zaman sitoplazmada əmələ gələn artıq maddələrin tonoplasta örtüyündən vakuola su ilə axını təmin olunur. Sonda isə vakuola daxil olan sitoplazmatik komponentlər onun hidrolizinə çevrilir. Holci aparatının köpləri vakuolun əmələ gəlməsində və tonoplastanın örtükləşməsində (inkapsulyasiya) fəal iştirak edir. Bir sıra müəlliflərin tədqiqatlarında, vakuolların hüceyrələrdə formalaşmasında və iki mərhələli böyüməsində lizosomların böyük rolunun olduğu qeyd edilir. Sonralar vakuolun şəbəkədən ilk yaranma mərhələsində isə daxili şirəsinin sıxlığı, protoplasta kütləsinin sıxlığından yüksək olur. Vakuolun əmələ gəlməsinin son mərhələsində isə onun daxili şirə kütləsinin sıxlığı tədricən enməyə başlayır. Bir sıra bitkilərin kök hüceyrələrinin şəkər qradientində sentrafuqda sıxlığı şəkərdən yüksək olan vakuolu hüceyrədən ayırmaq mümkün olmuşdur. Alınan fraksiyaların tərkibində çoxlu miqdarda aktivliyi yüksək olan turşuların, hidratların, fermentlərin (proteaza, RNT-aza, DNT-aza), qeyri spesifik maddələrin və oksidləşmə məhsulu olan sitoxrom C-rukt-azanın və diafokozanın olduğu müəyyən edilmişdir. Vakulyar hidrolazanın hamısı sitoplazmatik membranın katalizindən parçalanan və ayrılan maddələrin toplumundan ibarət olur. Karbohidratlar və digər birləşmələr vakuola, Holci aparatındakı köplərin mayələşmiş -yəni inkapsulyasiya formasında və tonoplastanın saxlama qabiliyyətinin olmasına əsasən sitoplazmadan vakuola olavə bir sıra elementlərdə daxil ola bilər. Vakuolda tapılan bir sıra fermentlər karbohidratların parçalanmasında bilavasitə iştirak edir və hidroliz olunan zülallardan üzvü turşuların əmələ gəlməsini təmin edir. Yuxarıda qeyd edilənlər vakuolda osmotik maddələrin toplanmasını tam təmin edir. Lakin vakulyar aparatın yaranması və vakulyar şirənin osmotik konstruksiyasının yüksəlməsi hüceyrənin bölünməsində və inkişafında azlıq təşkil edir. Hüceyrə divarı sellulozanın hemisellulozanın pektinlərin, üzvü elastikliyi hüceyrənin plastik gərilməsinə imkan yaradır. Hüceyrənin gərilməsi üçün mütləq hüceyrənin elastikliyi və divarının plastikliyi tələb olunur. Onun divarında müxtəlif fermentlər toplanır. Toxumdan inkişaf edən cücərtilərin hüceyrələrinin divarının inkubasiya mühiti [pH(5.5-6.5)] olduqda, turş oksidləşmədə avtoliz prosesi gedir. Bu proses getdikdən sonra

hüceyrə öz çəkisinin 10%-ə qədərini itirir (8-10 saat müddətində) və divarın xarici hissəsində qlikoza, qlikan 1-3 ilə 1-4 qlikozid rabitəsini yaradır. Bu cür rabitənin əmələ gəlməsinə yəqin ki, hüceyrədəki fermentlərin təsirinin divarın yumuşalmasıdır. Koleoptildəki hüceyrələrin bölünmə prosesində divarı intensiv sintezi kök hissədən bu hüceyrələrin uzaqlaşmasına gətirib çıxarır.

Hüceyrə divarında hemosullioza matriksinin parçalanması və örtüyün avtolizi tədricən baş verir. Yəqin ki, hüceyrə divarının yumuşalması aktiv qlikonaza fermentinin təsirindən baş verir. Ən maraqlısı isə meyvənin üst qatının hüceyrələrinə hibberlin ilə təsir etdikdə onların özündən qlikonaza fermentinin ifrazından və polisaxarid matriksinə təsirindən, divar yumuşalır. Bunun nəticəsində qabıq qatındakı hüceyrələrin vakuol şirəsində hər iki fermentin (amilaza və proteaza) asan ifraz olunmasına şərait yaranır və oradakı ehtiyat maddələrin hidrolizi baş verir. Bu prosesin gedində hüceyrəarası sahədən hüceyrəyə lazım olan qidaların axını sürətlənir. Bitkilərin avtotrof tipi özünə lazım olan qidaları qəbul etməsinə baxmayaraq onların hüceyrə daxili və xarici həlledici mexanizmləri təkamül prosesində dəyişməyərək olduğu kimi qalmaqdadır. Bu zaman göbələk hüceyrələrindəki qiflərdə vakuolların əmələ gəlməsinə və yaşı ötmüş bitkilərdə mübadilələrin pozulmasına gətirib çıxarır. Onu da xüsusi qeyd etmək lazımdır ki, bitkilərin ilk inkişaf mərhələsində qidaların həlli və parçalanması onların həllolma sahəsində baş verir. Yuxarıda qeyd edilənlərdən aydın olur ki, hüceyrədə formalaşan vakuollar və hüceyrənin ilk divarı pH 4-6-ya qalxdıqda turş hidrolizin aktivləşməsi daha sürətlə baş verir. Məhz buna görə də maddələrin vakuolda parçalanması ilə hüceyrənin dartılması, pH-in, vakulyar şirənin və hüceyrə divarının matriksinin turşuluğa doğru istiqamətlənməsi ilə üst-üstə düşür. Yuxarıda qeyd olunanlardan belə nəticəyə gəlmək olar ki, mərkəzi vakuolun ilk əmələ gəlmə mexanizmi ilə hüceyrə divarının yumuşalması arasında paralellik və genetik cəhətcə bir-biri ilə sıx əlaqəli sistem olub, hüceyrənin xarici və daxili qidaların həlli prosesi ilə üst-üstə düşür. Məhz buna görə də təkamül prosesində hüceyrələrin inkişafı, gərilməsi, qidaların həlli prosesi ilə bağlı sistemdə onlar əlavə keyfiyyəti əldə etmiş olur. Bu keyfiyyətin əsas xüsusiyyəti ondan ibarətdir ki, tonoplasta tipik qida həlledici vakuolun membranından fərqli olaraq, osmotik aktiv maddələri özündə saxlaya bilir və hüceyrə divarının plastikliyinin artması mərhələsində az miqdarda olsa da divarında rabitəsiz maddələr qalır. Bunun nəticəsində hüceyrəyə xas olan qüvvə artır, vakuola suyun axını başladığıda hüceyrə gərilməyə məruz qalır və determinasiya olunmuş əvvəlki vəziyyətini alır. Hüceyrələrin gərilməsi mexanizminə əsasən onların böyüməsini nizamlayan mərhələlərə diqqət yetirək. Hüceyrələrin ilk böyüməsinin tənzimlənməsi mərhələsində turş-qələvilərin kompartimentlərə təsirindən turş hidrolazanın provakuolda və hüceyrə divarında aktivləşməsi sürətlənir. Bu formada hərəkət aktivliyi tonoplasta müsbət effekt yaradır və provakuolların, vakuol şirəsinin və aparat Holjinin hidrolazi ilə birləşməməsi vahid məhlulun vakuolda qarışığına gətirib çıxarır. Tonoplastanın keçiriciliyi ilə qarışıq məhlulun vakuola hərəkəti və bu mexanizmin işləməsində Ca^{++} ionlarının köməyi nəticəsində baş tutur və membranın adigezində yığıcı zülalların aktivliyi artır.

Meristemdəki hüceyrələrin böyümə istiqamətlərinin determinasiyası onların selluloza mitsellərinin müəyyən olunmuş istiqamətinin yaranması mərhələsində baş verir. Bu tipli determinantların formalaşmasında membranda yaranan

mikrodəliklərin rolu böyük olub, bölünən hüceyrələrin mitotik veretena ipinə inhibitorlarla təsir etdikdə hüceyrələrin uzanmasının qarşısı alınır. Ağızciq hüceyrələrinə turş ionların təsirindən, həcmi dəyişmiş hüceyrələr buna əyani sübut ola bilər. Xambl və Raşke təcrübələrindən aldıkları nəticədə göstərmişlər ki, həcmi genişlənən ağızciq hüceyrələrinə işığın təsirindən H^+ ionlarının xaricə və K^+ ionlarının daxilə axımına gətirib çıxarır. KCl (0.1 mol) inkubasiya (saxlanılmış) olunmuş sahəyə işığın təsirindən ağızciqlardakı yarıqın açılmasına səbəb olur, qaranlıqda isə pH-mühitinin ədədi aşağı enir. O da məlumdur ki, ağızciq hüceyrə divarı turş təzyiqinə qarşı elastik olduğu üçün geriye gərilə bilər. Bizim subyektiv fikrimizə görə divarın plastik yumuşalmasından sonra onun qısa müddətə əriməsinə gətirib çıxarır. Turş qələvinin təsirindən aktivləşən metabolik proseslərdən sintez olunan üzvü turşuların artması baş verir (qıcqırma, fiksasiya, CO_2), ya da ion nasosları ilə (proton kali və anionları ilə) pompalama zamanı bu artım əmələ gəlir. Qeyd edilənlərlə yanaşı membranda lokalizə olunan nasoslarının, proton pompalarının işləməsi üçün əsas olan ya ATF-ferment tandemindən, ya da redoks zəncirindən istifadə edilir. H^+ ionlarının hərəkəti (axını) mitoxondri və xloroplasta membranından iki yol ilə baş verir. Birincisi, redoks zəncirinin (iki istiqamətli) funksiyasına əsasən proton pompaları mitoxondri və xloroplasta membranlarından başqa, hüceyrə plazmalemmasına doğru da istiqamətlənə bilər. Kitsato və Spanswick bu mexanizmə əsasən belə nəticəyə gəlmişlər ki, vakuolun tonoplastasında da elektronogen pompaları daxilə istiqamətlənmiş vəziyyətində olur. Yuxarıda qeyd edildiyi kimi H^+ ionlarının aktiv axını ya redoks zənciri ilə, ya da naqliyyat ATF-azası ilə baş verə bilər. Redoks zənciri də öz növbəsində mitoxondrial elektro-naqliyyat zənciri ilə tandem təşkil edərək proton-pompa funksiyasını yerinə yetirir. Bu zaman bitkilərin toxumlarında AT-F azanın miqdarı artır və bu ferment kökdə sərbəstləşərək aktiv və passiv H^+ ionlarının naqlində iştirak edir. Membranı hamar olan bitki hüceyrələrində Mg^{++} , ATF-aza, müəyyən edilmiş digər bitki hüceyrələrində isə Mg^{++} , N_2HCO_3 , üzvü turşuların, anionların iştirakı ilə yüksək tempdə aktivləşməsi javel, sirkə, alma və digər turşuların bilavasitə iştirakı ilə baş verir. Bizim subyektiv fikrimizə görə ATF-aza fermenti tonoplastada lokal toplanır və üzvü turşuların vakuola yığılmasını sürətləndirir. Uilyamson və Vin Cons bitki kök hüceyrələrinin protoplastasındakı (plazmatik membranı olanlardan) plazmatik membranı bol olan mikrovakuolu və tonoplastanı ayıra bilməmişlər. Hər iki fraksiyada Mg^{++} anionunu və ATF azadan asılı bol K^+ ionlarının olduğunu müəyyən etmişlər. Beləliklə, bitki hüceyrələrində ATF-azanın aktivliyi oradakı turşuların qatılığından asılı olur. Redoks-zənciri də öz növbəsində metabolik üzvü turşuların konsentrasiyasından asılı olub, alma turşusunun sitoplazmada oksidləşməsindən NAA-nın və NAD⁺-nın bərpasını təmin edir. Bunun nəticəsində üzvü turşuların sitoplazmada toplanması sürətlənir və onlar proton və anion pompalarının işləməsinə təsir edə bilərlər. Hüceyrənin sitoplazmasında turşuluğun artması, hüceyrə komponentlərinin yığıldığı vakuolda və tonoplastanın sahəsində də turşuluğun artmasına gətirib çıxarır. Sonrakı tədqiqat işlərinin nəticəsindən məlum oldu ki, proton pompalarının aktivliyinə auksinin konsentrasiyası müsbət təsir edir (Cleland 1973, Rale 1973, Marelltal 1973). Xüsusən bir sıra bitki toxumlarının cücərməsi zamanı onun hissələrində (mezokotil və koleoptil) auksinin konsentrasiyasının yüksəlməsi, proton pompalarının aktivləşməsinə gətirib çıxarır. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olar ki, hüceyrə divarına auksinin qatılığından aktivləşmiş

proton pompalarının təsirindən, divarın yumşalması baş verir və sonda labil turşuların turş hidrolizinin aktivləşməsinə gətirib çıxarır. Cücəmiş toxumun bəzi orqanlarına turş bufer ilə təsir etdikdə hüceyrə divarının yumşalması effektivdir. Bizim subyektiv fikrimizə görə hüceyrənin gərilməsi mərhələsində hansı prizmadan baxılırsa-baxılsın divar boyu yumşalma az inandırıcı görünür. Əgər, hüceyrənin qıfı boyu yumşalma baş verərsə, onda hüceyrəyə daxil olan və oradan çıxan maddələrin, xüsusən kation və anion tarazlığının pozulması baş vermiş olardı və sonda hüceyrənin eliminasiyasına gətirib çıxardı. Tam formalaşmış fertil tozcuqlarda həmişə bir iri vakuol müşahidə olunur və onun divarı müxtəlif bərkidici yapışdırıcı (liqinin) orqanik maddələrlə bəzəldiyi üçün hətta tozcuq məhv olduqda belə onun strukturu min illər boyu torpaq qatından dəyişməz qalır. Bizim subyektiv fikrimizə görə, toxuma gərilmə sahəsindəki hüceyrələrin hamar görünən divarının ayrı-ayrı hissələrinin aktivləşmə zonaları mövcuddur və hüceyrənin divar boyu aktiv zonaların aktivləşməsi, yumşalması və böyüməsi lokuslarda gərilmədən yaranan boşluqlara sintez olunan divar mayesi ilə dolduqdan sonra hüceyrənin böyüməsi baş verir. Subepidermal və epidermal hüceyrələrə İST maddəsinin təsirini (kutikulyar qatı götürməklə) və turşuluğun hüceyrələrdə yüksəlməsini saatlarla ölçmək olur. Beləliklə, gərilmə oxunun bitki orqanlarında yaranması müxtəlif mexanizmlərlə baş verir və bu orqanların dərin qatlarındakı toxuma hüceyrələrində oksidləşmə-reduksiya reaksiyası zamanı daha çox turşulaşma baş verir. Turşulaşma zamanı CO_2 -nin hüceyrədə toplanmasından və turşuluq göstəricisinin protoplastada qatılıq dərəcəsindən asılı olur. Biz yuxarıda dəfələrlə göstərmişik ki, auksin hüceyrə divarının yumşalmasına və gərilməsinə müsbət təsir edir (epidermal, kutikulyar qata) və nəticədə kök orqanlarının uzanmasına gətirib çıxarır. ST-un İST-un ilk təsir effektivini hüceyrənin plazmalemmasında görmək mümkündür. Bunu aşağıda qeyd olunan üç faktları görmək olar. Birincisi, auksinin iştirakı ilə H^+ anionunun sitoplazmadan hüceyrə divarına doğru nəql olunması, ikincisi İLİT-un spesifik plazmalemma fermentlərinin (qlükansintetaza) mikrosomal membranın aktivliyinə təsiri, üçüncüsü, LUT-un membranı plazmalemma qarışığından ayırmaq qabiliyyətinin olması (transkripsiya faktı) və DNT-nin aktivləşməsindən asılı olan RNT-nin sintezidir. Ən mühümü isə İST-un təsirindən tonoplastanın funksional aktivliyinin yüksəlməsidir. Məsələn, İST izotonik mühitdə (20% saxaroza) vakuollaşmanı sürətləndirərək protoplazmadan onu ayıra bilir. Buna əsasən Koking və Qreqori belə bir nəticəyə gəlmişlər ki, İST-un ilk təsiri yalnız plazmalemmaya yarayır və ondan izolyasiyada olan vakuola onun hər hansı təsiri olmur. Lakin izolyasiya olunmuş vakuol inkubasiya mühitində NADH və ATT reaksiyalarının gəlməsi üçün İST-in mütləq olmaması sonda redoks zəncirinin də işləməsinə gətirib çıxarır. Bütün göstərilənlərə əsasən İST-un izolat edilmiş vakuolda işləməsi redokas zəncirinin, NADH, ATT yoxluğunun və asılılığının əsas göstəricidir və bu mexanizmdə İST-nin tonoplasta təsirinin olmaması az inandırıcı görünür. Beləliklə, müxtəlif tədqiqatçıların təcrübələrinə əsasən onlar belə nəticəyə gəlmişlər ki, auksin kimi birləşmələr vakuollaşmaya müsbət təsir göstərir və İST-un işləmə mexanizmi aşağıdakı kimidir: İST-in plazmalemmadakı sərbəst reseptorlara təsirindən proton, pompalarının xarici istiqamətə işləməsinə gətirib çıxarır. Aktiv H^+ ionlarının yerdəyişməsi, passiv anionların hər iki istiqamətə kationların isə hüceyrə divarından sitoplazmaya hərəkəti zamanı baş verir. H^+ ionları kalisumu hüceyrə divarından sıxışdıraraq elektrik

qradiyenti vasitəsilə sitoplazmaya daxil edir və bunun nəticəsində turş lizosomun sekresiyası yəni hidrolizi baş verir. Hüceyrə divarının yumşalması turşuluğun yüksəlməsinə və hüceyrə divarında aktivləşməyə başlamış kovalent rabitənin sonda parçalanmasına və yeni hidrolizə gətirib çıxarır. İST proton pompasına təsirini, hüceyrənin inkişafını və gərilmənin yaranmasını üç mərhələyə ayırmaq olar.

Hüceyrənin gərilməsinin və böyüməsinin birinci mərhələsi gərilməyə keçidin başlanmasıdır. Bu mexanizmi mürəkkəb olub, çoxlu miqdarda zülallar sintez olunur və yeni zülalların fermentlərin aktivliyi pik nöqtəsinə çatır. İkinci mərhələdə yeni sintez olunmuş zülallar derepressiya yolu ilə xromosom aparatının, yəni m-RNT-nin latent aktivləşməsinə (sitoplazmada) gətirib çıxarır. Üçüncü isə gərilməyə keçid mərhələsində zülalların sintezindən daha çox fermentlərin aktivləşməsinin güclənməsi və zülalların reaksiyalara girməsinin yüksəlməsidir. Yuxarıda göstərilən bütün tədqiqat işlərinin nəticələrinə əsasən hüceyrələrin gərilməyə keçid mərhələsinin başlanması mexanizminə əsasən aşağıdakı nəticələrə gəlmək olar. Meristem hüceyrələri daxilində gedən metabolik proseslərdə indolil sirkə turşusu sintez olunur (IST) və bunu hüceyrələrin tərkibindəki auksin reseptorunun olması ilə əlaqəndirilir. Lakin gərilmə zonasındakı hüceyrələrin tərkibinin çox hissəsi İST maddəsindən ibarət olur. Bu zonaya İST meristemdən və seknesiya toxmalarından axır. Bu zaman bir zonada fəaliyyət göstərən hüceyrələrin digər zonadakı hüceyrələrin əlaqəsi və təsiri meydana çıxır. Bir zonada fəaliyyət göstərən hüceyrələrin digər zonadakı hüceyrələrə təsiri zamanı mediator rolunu İST oynayır. Məhz buna görə də gərilmə zonasına yeni reseptorun daxil olma ehtimalı daha real görünür. Yeni reseptor olan İST əsasən hüceyrənin plasmalemmasında toplanır. O da mümkündür ki, hüceyrələr gərilmə sahəsinə düşdükdə bir sıra strukturlarda yaranan qradiyentlərin gərilməyə təsiri olsun. Meristemin daxili sahəsində hipoksiyaya paralel olaraq sitoplazmanın turşulaşması, turş hidrolizin aktivləşməsinə gətirib çıxarır. Bu zaman daxili toxumaların şişməsi və parçalanması nəticəsində, daxili toxumalara təzyiqdən üst tərəfdəki toxumalara təsiri yüksəlir. Bu cür təzyiq elektrik sahəsində pezelektrik effektivini yaradır. Əgər eyni vaxtda hüceyrədə sitokinenin konsentrasiyası azalarsa, onda İST-nin təsirindən hüceyrənin gərilməsi baş verir. Ümumi götürdükdə hüceyrənin böyüməsi və gərilməsi dörd aşağıda qeyd olunan faktoru özündə cəmləşdirir:

1) Hüceyrələr auksinin olduğu mühitdə plastikliyi yüksəlir və bunun nəticəsində onun geriye qayıtmayan dartılması və genişlənməsi baş verir.

2) Bu prosesin hüceyrədə yaranmasının hərəkətverici qüvvəsi turqor təzyiqidir.

3) Hüceyrənin gərilməsi və böyüməsi üçün tələb olunan enerji aerob oksidləşmə ilə yaranır.

4) Bu mexanizmin gedişində hüceyrədə mütləq RNT və zülalların sintezinin davam etməsi ön plana çıxır.

Hüceyrə divarının boşluğu üçün polisaxaridlərin sintezinin, böyümə və gərilmə ilə əlaqəsi auksinin iştirakı ilə müəyyən edilir. Lakin şəkərlərin yalnız boşluğa axması zamanı bu cür sintez baş verir. Ən mühümünü isə auksinin iştirakı zamanı bir sıra hallarda hüceyrə divarının boşluğunda qeyri sellulyar polisaxaridlər də sintez oluna bilər. Ümumi götürdükdə gərilmə və tormozlanma, hüceyrənin uzanmasının qurtarılmasına xarakterik olunan cəhətdir. Tormozlanmanın yaranmasında etilenin rolu yüksək olub, onun sintezi İST iştirakı ilə baş verir və bu zaman auksinin poliar nəqlini azaldır. Hüceyrələrin

böyüməsindən sonra onların differensiasiyası hüceyrələrin meristemdə olan dövründən başlayır. Gərilmə ilə böyümədə hibberlinin rolu vardır. Hibberlinin göstündüyü kimi gərilməyə təsir etmir. Hibberlinin ilk reaksiyası onun böyüməyə təsirindən başlayır və bu maddə apikal və subapikal meristemdə lokalizə olunur. Lakin ilk reaksiyadan böyümə, gərilmə zonasında başlayır. Bu materialların analizi onu göstərir ki, hüceyrələrin gərilmə mexanizmi onun divarının yumuşalması və həcmnin böyüməsi ilə əlaqəli olub, bu prosesə qida həlledicilərinin daxili və xarici elementləri də daxildir.

Yuxarıda göstərilən nəticələrə əsasən gərilmə prosesinin mexanizminin iki variantını vermək olar.

1. Meristemin bölünmə zonasındakı bölünən hüceyrələri zirvədən uzaqlaşaraq boy konusunun səthindən müxtəlif dərinliklərdə yerləşdikdən sonra, onlar fiziki və kimyəvi qradientlərin təsirinə məruz qalırlar və bu təsir daima böyüyən hüceyrə strukturlarında yaranır. Oksigen, karbon qazı qradientləri, qidalar, pH, EH-in dəyişməsi, mexaniki təzyiqlər, uzanma, elektrik sahəsinin qradienti və membranın spəsilik xassəsi və s. hüceyrə strukturlarının fəaliyyətinə, onların vəziyyətinə və fermentlərin aktivliyinə təsir edə bilər.

2. Kök zirvəsinin bölünmə zonasından uzaqlaşan hüceyrələrin tərkibi və fətohormonların proporsiyalı qatılıq nisbəti dəyişir. Auksinin və sitokeninin konsentrasiya nisbətləri bölünmələrə effektivliyi, hüceyrələrin gərilməsinə nisbətən daha az olur. Auksin, sitokenin maddəsi iştirakı hüceyrələrin bölünmələrini nizamlayır, lakin tək auksin isə hüceyrənin böyüməsini aktivləşdirir.

Nəticələr. 1. Endoplazmatik şəbəkənin zülal-lipoid tərkibli divarları olan sisterinlərin arasına aşağı molekulyarlı

birləşmələrin sızması, gələcək vakuolların şəbəkədən ayrılan hissədən yaranmasının başlanğıc mərhələsi ola bilər.

2. Protoplastanın hidratlaşması nəticəsində tonoplasta divarından vakuola su axını ilə bir sıra maddələrin daxil olması, sonda şirədə hidrofil tipli maddələrin toplanmasına gətirib çıxarır.

3. Stresə dözümlü bitki vakuollarının tonoplastasında və lizosomun divarlarında təkamül prosesi müddətində stres faktorlarına qarşı neytrallaşdırıcı strukturlar yaranır və onlar hüceyrələrin bölünmələrinə və inkişafına mane olan sitoplazmadakı zərərli maddələri neytrallaşdırması nəticəsində orqanoidlərin fəaliyyətinə normal mühit yaradır.

4. Normal torpaqda təbii toxumla artan bitki vakuollarının tonoplastasında və sitoplazmasında stressə

qarşı neytrallaşdırıcı strukturların yaranmaması sonda normal mühitdə təbii bitən bitkilərin stres mühitdə inkişafı zamanı, onların hüceyrələrinin elüminasiyasına gətirib çıxarır.

5. Meristemdəki hüceyrələrin gərilmə zonasına keçməsi və böyüməsi zamanı, metabolik proseslərin intensivliyi sürətlənir, yeni maddələrin sintezi və strukturların yaranması nəticəsində, hüceyrələrin həcmi və çəkisi artır. İrəliləşən hüceyrələrdə nüvənin böyüməsi, DNT-nin və sitoplazmadakı aqreqat ribosomlarının artması intensivləşir.

6. Gərilmə zonasına düşən hüceyrələrin böyümə intensivliyi ilə differensiasiyası arasında sıx bağlılıq vardır və hər iki proses bu zonada paralel gedir.

7. Sintetik proseslərdən hüceyrələrin meristemdən gərilmə zonasına keçidindən sonra protoplazmanın elektron optik sıxlığı enir, hidratlaşması isə yüksəlir. Onların orqanoidlərində kraxmalın və amiloplastanın sintezi güclənir.

ƏDƏBİYYAT

1. Buvat R. 1958 (a). Ann. Sci. Nat. Bot, ser II, 19: 123-261.
2. Buvat R. 1958 (b). In: Verhandl. H. Berlin: 494-499.
3. Danquard P.A. 1916. Bull. Soc. Bot. France, 63: 179-187.
4. Danquard P.A. 1956. In: Protoplastmatologia III, D. I wien: 1-46.
5. Esau K and Chedle V.I. 1961. Procced. nat. acad. s. e. USA, 48, 1: 1-8.
6. Bensley R.R. 1910 Biol. Bull, 19, 2: 179-194.
7. Chadeaud M. 1930 Bull. Soc. Bot. France, 77, 4: 358-369.
8. Frey A. 1926. Ber. Deut. Sch. bot. Ges. 44, 5: 564-570.
9. Frey-Wassling A. 1935. Die Stoffaustausch eudurq der höheren Pflanzen. Berlin.
10. Frey-Wassling A. Bosshard und Mwhlethaler K. 1956. Planta. 47, 1: 115-126.
11. Frey-Wassling und Strehlhorn 1955. Experientia 7, 7: 420-421.
12. Höfler K. 1954. Un: VIII Congr. Internat. Bot. Sect. 17. Paris.
13. Zirkle C. 1933. Ztschr. Zellforsch, 16, 1: 21-63.
14. Zirkle C. 1937. Bot. Rev, 3, 1: 1-30.
15. Jensen W.A. Proc. Nat. Acad. sci. USA 43, 42 1957. 1038-1046.
16. Pele S.P. Laboratory investigation, 8, 1, 1959, 225-236.
17. Genillermong A. The cytoplasm of plant cell. Ualton Macc. 219. A. 1953.
18. Jensen W.A. Exp. Cell. Res. 8, 1955.
19. Whaley W.G. Mollenhaner H.H. Leech J.A. - Amer. J. Bot. 47, 6. 1960.
20. Brown R. Sutcliffe J.E. - J. exp. Bot. 1, 88, 1950.
21. Wilson K. Intern. rev. of cytol, 17, 1964, 1-44.
22. Zieqenspec H. phyton, 4. 1953, 300-310.
23. Went F.W. Res. Trav. Bot. Neerl, 25, 1928, 1-116.
24. Jones E.R., Henbest H.B. Smith G.F. Bentley - nature, 1969. 4299.
- 1952.
25. Khan A.J. Goss A. Smith D.E. - science, 125, 1957. 645-646.
26. Furuya M. Soma K. - J. Fac. sci. (Tokio) 7, 1957. 167-198.

Напряжение, рост клеток, образование вакуолей и механизм устойчивости к стрессу

Г.М.Мамедов

С помощью микроскопического анализа препаратов, приготовленных из срезов разных органов (кора, корень, листья, генеративные органы) плодовых, ягодных растений из нормальных почв, и тамариска из засоленных почв, размножающихся естественным путём посредством семян в лесных массивах простирающихся вдоль Куры, проявляются причины отсутствия произрастания растений из нормальных почв на засоленных почвах. На основе цитологического анализа приводятся механизмы напряжения, роста меристемных клеток и образования вакуолей. Заново осмысливаясь интерпретируются приводимые в статье биохимические исследования авторов относительно напряжения и роста меристемных клеток корней.

Ключевые слова: клетка, напряжение, вакуоль, тонопласт, цитоплазма, апикальная меристема, корень, сарколизин, катион, анион, протонная помпа, редокс-цепь

The tension and growth of cell, formation of vacuoles and the mechanism of resistance to the stress

G.M. Mammadov

With the microscopic analysis of sections prepared from various organs (cork, root, leaves, generative organs) of fruit, berry plants from normal soils, and tamarisk from saline soils, naturally reproducing by seeds in the forests stretching along the Kura, the reasons clarifying lack of plants from normal soils on saline soils were given. On the basis of cytological analysis the mechanisms of tension and growth of meristem cells and the formation of vacuoles had been given. New interpretations of considered authors' studies in the biochemistry of growth and tension of root meristem cells were given in this paper.

Key words: cell tension, vacuole, tonoplast, cytoplasm and apical meristem, root, sarcosylsin, cation, anion, proton pump, redox chain